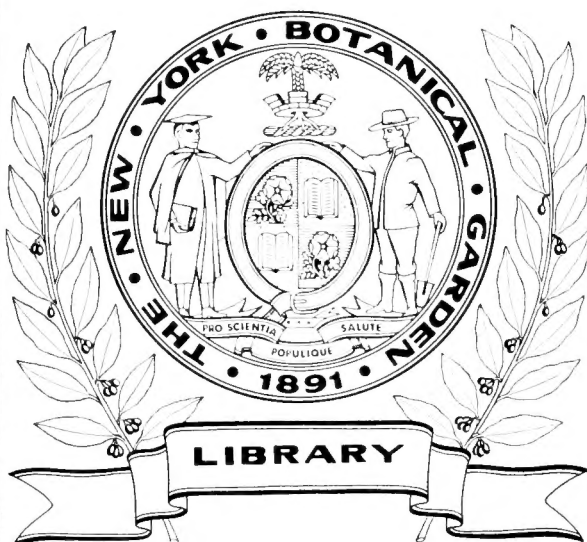
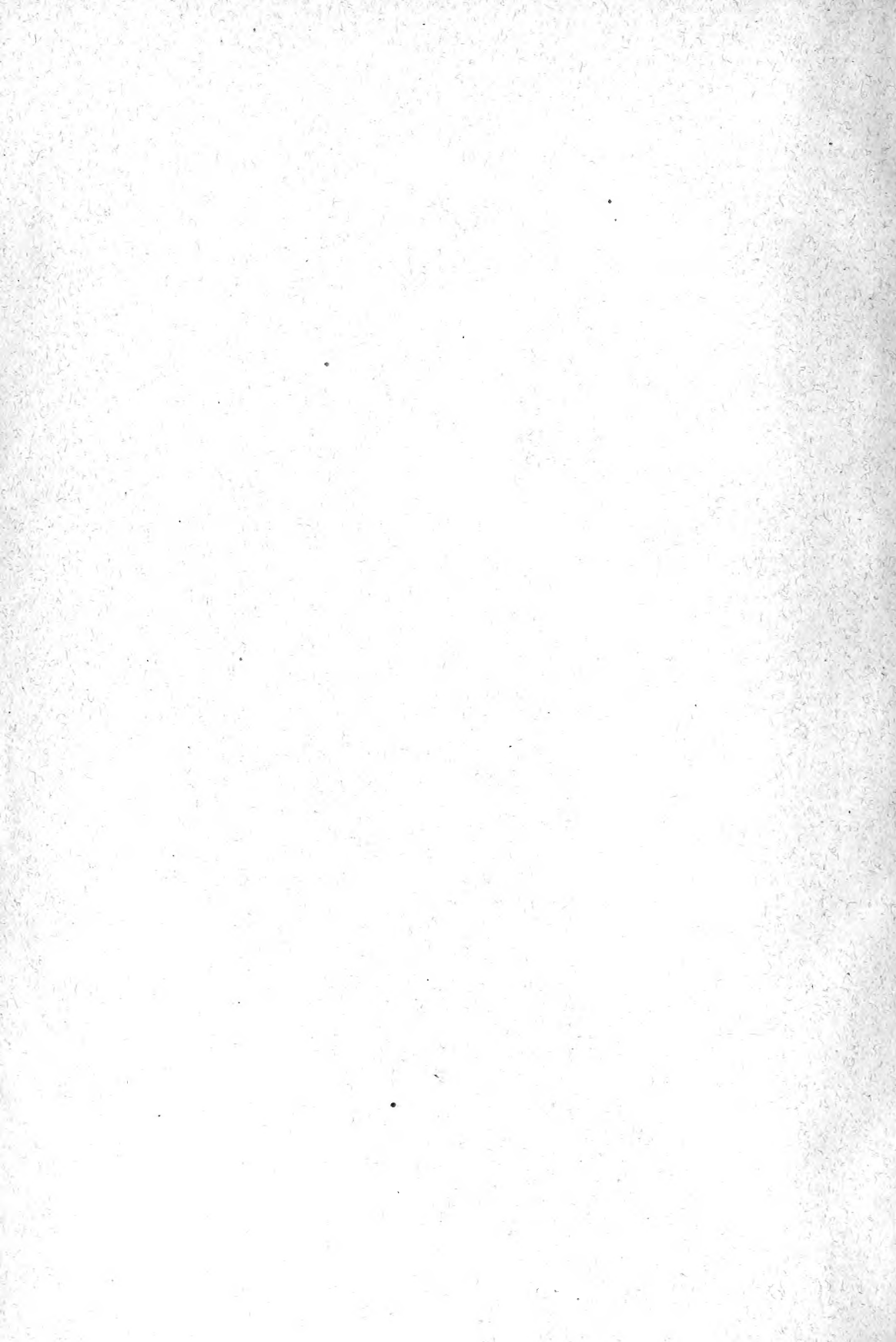


XM
.03

vol. 11
1914







ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (MÜNSTER), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. V. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

XI. Band
1914

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

BERLIN

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a

1914

Druck von A. Hopfer, Burg b. M.

Inhalt.

I. Abhandlungen.

	Seite
Auerbach, Felix. Die Variationskurve in der Biologie	18—38
Ekman, Sven. Artbildung bei der Copepodengattung <i>Limnocalanus</i> durch akkumulative Fernwirkung einer Milieuveränderung	39—104
Gates, R. R. Breeding experiments which show that hybridisation and mutation are independent phenomena	209—279
Goldschmidt, R. und Poppelbaum, H. Erbliehkeitsstudien an Schmetter- lingen II. Weitere Untersuchungen über die Vererbung der sekun- dären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts	280—316
Hagedoorn, A. L. and Hagedoorn, A. C. Studies on variation and selection	145—183
Haecker, V. Vererbungsgeschichtliche Einzelfragen III. Über den Gang der Vererbung erworbener Eigenschaften	1—9
Poppelbaum, H. Studien an gynandromorphen Schmetterlingsbastarden aus der Kreuzung von <i>Lymantria dispar</i> L. mit <i>japonica</i> Motsch. Mit einer Übersicht über Ursachen und Interpretation der Gynandro- morphie bei Arthropoden überhaupt	317—354
Tschermak, E. v. Notiz über den Begriff der Kryptomerie	183—191
Vogler, P. Versuche über Selektion und Vererbung bei vegetativer Ver- mehrung von <i>Allium sativum</i> L.	192—199
Wentworth, E. N. Color inheritance in the Horse	10—17

II. Kleinere Mitteilungen.

Lehmann, Ernst. Lotsys Anschauungen über die Entwicklung des Deszen- denzgedankens seit Darwin und den jetzigen Standpunkt der Frage	105—117
van der Wolk, P. C. Further researches in the statistics of <i>Coffea</i> . (Second communication.)	118—127
— New researches into some statistics of <i>Coffea</i> . (Third communication.)	355—359

III. Referate.

Bateson, W. Mendels Principles of Heredity 3. Impression. (Baur)	200
— Problems of Genetics. (Doncaster)	200
Castle, W. E., Coulter, J. M., Davenport, C. B., East, E. M., and Tower, W. L. Heredity and Eugenics. (Doncaster)	202
Collins, G. N. Gametic coupling as a cause of correlations. (Hagem)	135
Correns, C. Sordago, eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit. (v. Ubisch)	208

Correns-Goldschmidt. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts.	
I. Correns, C. Experimentelle Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. (Shull) . . .	204
II. Goldschmidt, R. Cytologische Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. (Schleip)	206
Drinkwater, H. Account of a family showing Minor-Brachydactyly. (Roemer) .	128
East, E. M. and Hayes, H. K. Heterozygosis in Evolution and in Plant Breeding. (Hagem)	133
Gordon, W. T. "On <i>Rhetinangium arberi</i> , a new genus of Cycadofilices from the Calcareous sandstone series". (Stopes)	364
Hamshaw, Thomas H. "The fossil Flora of the Cleveland District of Yorkshire: The flora of the Marske Quarry." (Stopes)	363
Henseler, H. Über die Bedeutung der Mendelschen Vererbungsregeln für die praktische Tierzucht und die entsprechenden Versuche im Haustiergarten zu Halle. (Walther)	142
Heribert-Nilsson, N. Ärtlighetsförsök med blomfärgen hos <i>Anagallis arvensis</i> . (Hagem)	135
Jennings, H. S. The Effect of Conjugation in <i>Paramecium</i> . (Erdmann)	140
Jennings, H. S. and Lashly, K. J. Biparental Inheritance and the Question of Sexuality in <i>Paramecium</i> . (Erdmann)	139
Johannsen, W. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik. (Baur)	200
Kajanus, Birger. Über einen spontan entstandenen Weizenbastard. (Kießling) .	362
Loeb, Jacques. The mechanistic conception of life. (Brüel)	129
Neilson, J. Species hybrids of <i>Digitalis</i> . (Hagem)	135
Pearl, R., and Parshley, H. M. Data on Sex-determination in Cattle. (Doncaster) .	208
Pearson, Karl, Nettleship, E., and Usher, C. H. A Monograph on Albinism in Man. (Doncaster)	360
Plate, L. Vererbungslehre. (Lehmann)	130
Rosen, F. Die Entstehung elementarer Arten aus Hybridisation ohne Mendelsche Spaltung. (Hagem)	133
Schindler, B. Über den Farbenwechsel der Oscillarien. (Schiemann)	136
Schmehl, Rudo. Inzuchtstudien in einer deutschen Rambouillet-Stammschäferei. (Walther)	143
Schmidt, Bruno. Vererbungsstudien im Königlichen Hauptgestüt Trakehnen. (Walther)	143
Seward, A. C. "A Contribution to our Knowledge of Wealden floras, with especial reference to a Collection of Plants from Sussex." (Stopes)	363
Simpson, Q. I., and Castle, W. E. A family of Spotted Negroes. (Doncaster) .	360
Trow, A. H. Forms of reduplication primary and secondary. (Hagem)	134
Walter, H. E. Genetics: an introduction to the study of heredity. (East) . .	128
Weismann, August. Vorträge über Deszendenztheorie. (Kuttner)	203
Whitney, David D. Reinvigoration produced by cross fertilization in <i>Hydatina senta</i> . (Erdmann)	136
Wilson, James. The Principles of Stock-Breeding. (Walther)	144

V. Liste der Autoren, von welchen Schriften unter der Rubrik „Neue Literatur“ angeführt sind.

- Abel, O. 38.
 Aggazzotti, A. 15.
 Allen, J. A. 41.
 Alexeieff, A. 15.
 Altpeter, O. 29.
 Andrée, K. 36.
 Anderson, W. S. 9.
 Andert, H. 33.
 Andrews, C. W. 38.
 Andrussow, N. 34.
 Anonymus 31.
 Anthony, R. 15.
 Apert, E. 21.
 Antonius, O. 41.
 Arber, E. A. N. 45.
 Armbruster, L. 18.
 Ashworth, J. H. 9.
 Auerbach, F. 1.
 Backer, H. T. 1.
 Bajarunass, M. W. 24. 34.
 Baltzer, F. 18.
 Bancroft, Nellie 45.
 Barbey, A. 19.
 Barlow, N. 5.
 Bartlett, H. H. 5. 13.
 Barton, D. C. 36.
 Bastian, C. H. 1.
 Bateson, W. 1.
 Bather, F. A. 30.
 Baur, E. 1.
 Beau, M. C. 14.
 Beauverie, J. 14.
 Belling, J. 5.
 Bénard, M. Ch., und Guérin-Ganivet, G. 31.
 Bergman, A. M. 9.
 Berthelot, D. 1.
 Berry, E. W. 45.
 Bertholon, R. 21.
 Billiard, R. 20.
 Blaringhem, L. 1. 5. 9. 20.
 Bluntschli, H. 15. 41.
 Boehm, J. 36.
 Boerner 9.
 Boetticher, H. v. 9.
 Boldyrew, B. 15.
 Böltz, W. 15.
 Bond, C. S. 10.
 Bonnema, J. H. 36.
 Bonnevie, K. 2.
 Borisiak, A. A. 39.
 Böse, E. 24. 33.
 Boule, M. 44.
 Boussac, J. 29. 35.
 Boury, E. de 34.
 Bouvier, E. L. 15. 21.
 Brainerd, E. 5.
 Brasil, L. 20.
 Bergson, Poincaré, H., Gide, Ch. 1.
 Bernard, Ch., and Leersum, P. van 20.
 Brehm, V. 23.
 Bridges, C. B. 18.
 Breitenbach, W. 45.
 Brenchley, W. E. 45.
 Broom, R. 38. 39.
 Brown, A. P. u. Pilsbry, H. A. 24.
 Brydone, R. M. 29.
 Buekers, P. G. 23.
 Burekhardt, C. 32.
 Buckman, S. S. 24.
 Buckman, S. 35.
 Bury, J. 10.
 Calkins, G. N. 18.
 Calkins, G. N., and Gregory, L. H. 10.
 Calvert, Ph. P. 37.
 Cantrill, T. C. 37.
 Canu, F. 31.
 Capellini, G. 41.
 Carpentier, A. 45.
 Carruthers, R. G. 29.
 Caullery, M. 2. 15.
 Caziot et Maury 33.
 Cerulli-Irelli, S. 33.
 Chambers, R. Jr. 18.
 Chapman, F. 24.
 Chapman, Fr. 31.
 Checchia-Rispoli, G. 30.
 Child, C. 10.
 Clarke, I. M. 24.
 Clarke, J. M. 30.
 Cockerell, T. D. A. 5. 25. 45.
 Cole, L. J. 10.
 Collins, G. N. 2. 5. 6.
 Collot, M. L. 24.
 Compter, G. 45.
 Cook, H. J. 41.
 Copeé, St. 15.
 Correns, C. 2. 6.
 Correvon, H. 14.
 Cossmann, M. 33.
 Costantin, J. 20.
 Cramer, P. J. S. 20.
 Cramer, R. 31. 33.
 Cresson, A. 2.
 Curtis, W. P. 10.
 Dangeard, P. A. 14.
 Daniel, C. 6.
 Daniel, L. 6.
 Danton 15.
 Davenport, C. B. 10. 22. 23.

- Davis, B. M. 2. 6.
 Davis, Ch. H. 25.
 Deeke, W. 30. 38.
 Delage, M. A. 38.
 Delépine, G. 30.
 Deprat, M. 29.
 D'Erasmio, G. 38. 39.
 Derby, O. A. 45.
 Dettmer, Fr. 30.
 Dewey, H. 44.
 Dickerson, R. E. 25.
 Dietrich, W. 15.
 Dietrich, W. O. 41.
 Djakonow 20.
 Di Stefano, G. 20.
 Dollé, L. 25.
 Dollo, L. 39.
 Domin, K. 6.
 Doncaster, L. 10. 18.
 Dop, F. 17.
 Douvillé, R. 35.
 Drevermann, F. 41.
 Drzewina, A. 10.
 Dubard, M. 20.
 Durand, M. I. 24.
 Duvigneaud, J. 25.
 Dybczyński, T. 35.
 Dylewski, A. 33.

 Eaton, G. F. 38.
 East, E. M. 6.
 Effertz, O. 22.
 Éhik, J. 25.
 Eisel, R. 31.
 Ekman, S. 2.
 Emerson, R. A. 2. 6. 20.
 Engler, A. 6.
 Erikson, J. 6.
 Ertheridge, R. 30.

 Fabiani, R. 39.
 Faltz-Fein et Ivanov, El. 10.
 Faust, E. C. 18.
 Fehrs, G. 22.
 Felix, J. 30. 41. 47.
 Ferronnière, M. G. 41.
 Firket, J. 18.
 Fischer, E. 23. 25. 44.
 Fischer, H. 6.
 Flamand, G. B. M. 25.
 Fleischmann, H. 6.
 Fletscher, J. J. 6.
 Foerste, A. F. 25. 31.
 Forster-Cooper, C. 41.
 Fourtau, R. 30. 31.
 Fraas, E. 39.
 Fraine, E. de 45.
 Franke, A. 29.
 Franceschi, D. 37.
 Frantzen, C. 22.

 Franz, V. 2.
 Fraser, S. 20.
 Frech, F. 25.
 Freudenberg, W. 42.
 Friedenthal, A. 42.
 Fritel, P. H. 45.
 Frost, G. A. 38.
 Fruwirth 20.
 Fryer, J. C. F. 10.
 Fröhlich, G. 10.
 Fuchs, A. 32. 33.
 Fucini, A. 25. 35.
 Furlani, M. 25.

 Gadow, H. 24.
 Gard, M. 6. 17.
 Garwood, E. J. 45.
 Gates, R. R. 2.
 Gelei, J. 18.
 Gemmellaro, M. 38.
 Germain, L. 33.
 Geyer, D. 33.
 Geyer, K. 16.
 Gidley, J. W. 39. 42.
 Gilmore, C. W. 39.
 Gini, C. 10.
 Girty, G. H. 25.
 Glaesner, R. 25.
 Gley, E. 16.
 Glück, H. 14.
 Goddijn, W. A. en Goethart, J. W. C. 6.
 Goldschmidt, R. 10.
 Goodale, H. D., and Morgan, T. H. 10.
 Goode, R. H. 45.
 Goodrich, E. S. 16.
 Goodspeed, Th. H. 6.
 Gordon, M. T. 46.
 Gorjanović-Kramberger 42. 44.
 Gortani, M. 25. 30.
 Gothan, W. 46.
 Grabau, A. W. 32.
 Graffigny, H. de 22.
 Greenwood, M., and Brown, J. W. 23.
 Gregory, W. K. 39. 42.
 Grell, A. 2.
 Gross, J. 16.
 Groß, J. 2.
 Grote, L. R. 6.
 Groth, J. 37.
 Gruber, K. 2. 10.
 Guérin-Ganivet, G. 31.
 Guilliermond, A. 17.
 Guppy, R. J. L. 25.

 Haan, B. de 10.
 Haas, O. 35.
 Hadding, A. 25. 37.
 Hadley, Philip B. 10.
 Haecker, V. 2.
 Hagedoorn, Mrs. C. and A. L. 2.

Hall, C. J. J. van 20.
 Halle, T. G. 46.
 Hansemann, D. v. 2
 Harms, W. 10.
 Hargitt, Chas. W. 23.
 Harris, J. A. 2. 6. 7.
 Hatal, S. 10.
 Hawkins, H. L. 31.
 Hay, O. P. 42.
 Hayek, A. v. 7.
 Hayes, H. K. 7. 20.
 Haynes, W. 10.
 Heckel, E. 14. 20.
 Heckel, E., et Verne, Cl. 7. 20.
 Heimann, G. 2.
 Heinrich, A. 29.
 Henchman, Annie P., and Davenport, C. B.

II.

Hennig, E. 39.
 Henseler, H. 22.
 Herbst, C. 11.
 Hermann, R. 42.
 Heron-Allen, E., u. Earland, A. 29.
 Hertwig, G. u. P. 19.
 Hilbert, R. 7.
 Hilzheimer, M. 2.
 Himmelbaur, W. 14.
 Hinde, G. E. 30.
 Hinde, G. T. 46.
 Hink, A. 22.
 Hobhouse, L. T. 2.
 Hoepen, E. C. N. van 39.
 Hoffmann, G. 35.
 Holdefleiß, P. 20.
 Holden, Ruth 46.
 Hollick, A. 46.
 Holt, W. L. 23.
 Høltedahl, O. 25.
 Honing, J. A. 20.
 Hooley, B. W. 39.
 Horst, M. 44.
 Howard, G. L. C. 7.
 Hrdlička, A. 44.
 Huene, F. v. 39.
 Hume, M. 7.
 Hurst, C. C. 7. 11. 20.
 Hus, H. 17.
 Hutchinson, R. H. 11.
 Huth, W. 46.
 Ikeno, S. 7.
 Illing, V. C. 37.
 Israel, W. 33.
 Issel, A. 42.
 Jaeger, R. 29.
 Jaekel, O. 24. 40.
 Jaworski, E. 26.
 Jennings, H. S. 3.
 Jennings, H. S. and Lashley, K. S. 11.

Jenkins, J. A. 3.
 Jentsch, 26.
 Jesenko, F. 7.
 Jodot, M. P. 33.
 Johnson, T. 46.
 Jollos, V. 16.
 Jones, W. N. 14.
 Jongmans, W. J. 46.
 Jordan, D. S. 3. 23.
 Jordan, D. St., u. Beal, C. H. 38.
 Jourdy, E. 30.
 Kajanus, B. 7.
 Kammerer, P. 3. 11.
 Kanngiesser 22.
 Karpinsky, A. 38.
 Kaufmann, L. 16.
 Kaye, W. J. 3.
 Keeble, F., Armstrong, E. F., and Jones, W. N. 14.
 Keilin, D., et Baume Pluvinel, G. de la 16.
 Keilin, D., et Picado, C. 16.
 Keith, A. 44.
 Kettner, R. 26. 31.
 Khomenko, J. 42.
 Kiernik, E. 24. 42.
 Kiesel 22.
 Kilian, W. 26.
 Kilian, M. W. 35.
 Kindle, E. M. 26. 32. 37. 46.
 Kingsbury, B. F. 3.
 Kish, Mabel H. 46.
 Klaatsch, H. u. Hauser, O. 44.
 Klatt, B. 3.
 Klebelsberg, R. v. 26.
 Klebs, G. 3.
 Knoop, L. 44.
 Knowlton, F. H. 46.
 Koken, E. 26.
 Koken, E., u. Linder, H. 40.
 Kopeč, St. 11.
 Kormos, Th. 26. 42.
 Korn, J. 35.
 Kossinsky, C. 7.
 Kozłowski, R. 26. 32. 37.
 Kraemer, H. 3.
 Krasser, F. 46.
 Krause, C. 22.
 Kräusel, R. 46.
 Krauss, H. 26.
 Krauss, H. A. 7.
 Kremmling, W. 40.
 Kroemer, K. 3.
 Krumbeck, L. 26.
 Kryštofovič, A. 46.
 Kuttner, O. 11.
 Kühn, A. 16.
 Kühtz, K. 19.
 Lacy, Mary G. 7.
 Lambe, L. M. 38. 40.

- Lambert, J. 31.
 Lang, H. 7.
 Laughlin, H. H. 23.
 Laurent, A. 30. 33.
 Lebedeff, N. 32.
 Lebard, P. 14.
 Le Dantec, F. 3.
 Lee, W. T. 26.
 Lehmann, E. 3.
 Leidhold, Cl. 26.
 Leriche, M. 38.
 Lesage, P. 8.
 Lillie, R. S. 11.
 Lindhard, E. 20.
 Linder, H. 40.
 Lindsay, J. A. 22.
 Little, C. C. 11.
 Lloyd, R. E. 3.
 Loeb, J., and Bancroft, F. W. 11.
 Loeb, J. 19.
 Lopuski, C. 26.
 Löscher, K. 42. 44.
 Lovisato, D. 31.
 Ludowici, A. 3.
 Lundborg, H. 22.
 Lunell, J. 8.
 Lück, H. 46.
 Macdonell, W. R. 23.
 Mackenzie Davidson, J. 16.
 MacMullan, G., and Pearson, K. 11.
 Magnus, W. 14.
 Magrou, L. 14.
 Mank, E. 30.
 Maraune, J. 14.
 Marchal, P. 20.
 Marcus, K. 3.
 Marie, A., et Mac Auliffe 22.
 Maritain, J. 3.
 Marre, E., et Toulouse, C. 21.
 Marshall, E. S. 8.
 Massalongo, C. 8.
 Matthew, W. D. 24. 42.
 Maury, C. J. 26.
 Mazeran, F. 33.
 Mazières, A. de 21.
 McClung, C. E. 3.
 McHatton, T. H. 3.
 Meijere, J. de 3.
 Meissner, O. 37.
 Meister, E. 26. 35.
 Melchers, L. E. 8.
 Meli, R. 26. 42.
 Ménégau, A. 22.
 Merriam, J. C. 43.
 Merriman, M. L. 17.
 Meunier, M. St. 34.
 Meyer, O. E. 32.
 Meyer, H. L. F. 46.
 Michajlovski, G. 33.
 Middleton, A. R. 3.
 Misuri, A. 40.
 Mitchell, C. W. 11.
 Mollison, Th. 3.
 Monchicourt, Ch. 14.
 Monnier, L. 41.
 Moore, A. 11.
 Moreau, F. 17.
 Moreau, Mme F. 17.
 Moreau, M., et Mure, F. 14.
 Morgan, T. H. 4.
 Morgulis, S. 11.
 Motloch, R. 22.
 Möttier, D. M., and Nathnagel, M. 17.
 Murbeck, Sv. 8.
 Nathanson, A. 8.
 Nachtsheim, H. 19.
 Newman, H. H. 11. 12.
 Newton, E. T. 43.
 Niceforo, A. 24.
 Nielsen, K. B. 32.
 Niezabitowski, E. L. 43.
 Nilsson-Ehle, H. 14. 21.
 Nohara, S. 8.
 Noll, R. 4.
 North, F. J. 32.
 Nowak, J. 35.
 Nusbaum, J., und Oxner, M. 16.
 Nusbaum, J. 19.
 Odhner, N. H. 35.
 Oetken, W. 21.
 Ohly, Chr. 19.
 Oppenheim, P. 30.
 Oppermann, K. 19.
 Osawa, J. 18.
 Osborn, H. F. 43.
 Osburn, R. C. 31.
 Overton, J. B. 8.
 Pace, L. 18.
 Paoli, G. 37.
 Parona, C. F. 27. 34.
 Parker, G. H., and Bullard, C. 12.
 Paton, S. 23.
 Pauly, A. 24.
 Pax, F. 4.
 Payne, F. 16.
 Pearl, R. 4. 12. 22.
 Pearson, K., Nettleship, E., and Usher, C. H. 4.
 Pellew, C. 8.
 Pellizari, G. 23. 32.
 Perrier, E. 4.
 Petrunkevitch, A. 37.
 Phillips, J. C. 12.
 Picado, C. 14.
 Picard, F. 12.
 Picard, M. 18.

- Pickett, B. S. 21.
 Piéron, H. 16.
 Pinoy, E. 14.
 Pittard, E. 22.
 Pia, J. v. 36.
 Plate, L. 4.
 Pohligh, H. 4. 43.
 Pollak, R. 8.
 Postlethwaite, J. 27.
 Potonié, H. 46.
 Prato, A. del 43.
 Preobrajensky, J. A. 38.
 Principi, P. 47.
 Pritchard, G. B. 35.
 Proctor, E. 27.
 Pruvost, P. 34.
 Przibram, H. 16.
 Punnett, R. C. 8.

 Quante, H. 4.

 Rabaud, E. 4.
 Ramsay, Sir W. 4.
 Rauff, H. 30.
 Rauhut, G. 4.
 Raymond, P. E. 37.
 Regalia, E. 27.
 Regel, R. 21.
 Rehbinder, R. v. 27.
 Reich, F. 23.
 Reichenbach, H. 4.
 Reid, C. 15.
 Reinheimer, H. 4.
 Remeš, M., und Bather, F. A. 31.
 Renner, O. 18.
 Renz, C. 27. 36.
 Retzlus, G. 19.
 Revis, C. 8.
 Riggs, E. S. 40. 43.
 Riley, K. V., Bell, J., and Pearson, K. 12.
 Robertson, T. 16.
 Robson, G. C. 34.
 Rolfs, P. H. 21.
 Rollier, L. 27.
 Roman, J., u. Geunevaux, M. 27.
 Rommel, G. M. 22.
 Rosen, F. 21.
 Roubaud, E. 16.
 Roux, W. 4.
 Rovereto, G. 27.
 Rümker, K. v. 21.
 Rümker, K. v., u. Leidner, R. 21.
 Ruthven, A. G. 12.
 Rutten, L. 29.
 Rutten, L., u. Rutten-Pekelharing, C. J. 29.

 Sabotta, J. 44.
 Safir, S. R. 12.
 Sahli, G. 21.
 Saillard, E. 21.

 Salfeld, H. 27. 36.
 Salisbury, E. J. 47.
 Samuelsson, G. 18.
 Sapéhin, A. A. 18.
 Saunders, E. R. 8.
 Scalia, S. 27.
 Scupin, H. 27. 34. 35.
 Schadauer, Fr. 16.
 Schaffer, F. X. 27.
 Schaxel, J. 19.
 Schenck, A. 44.
 Schellenberg, A. 19.
 Schindler, B. 8.
 Schliephake, E. 21.
 Schliz, A. 44.
 Schmidt, E. 27.
 Schneider, C. 8.
 Schneider, E. 21.
 Schöndorf, Fr. 31.
 Schrader, Wilhelm 12.
 Schroeder, H. 40.
 Schüepp, O. 15.
 Schubert, R. J. 29.
 Schultz, W. 12. 19.
 Schulz, A. 15.
 Schulz, E. 27. 32.
 Schulze, E. 47.
 Schuster, E. 23.
 Schwalbe, G. 44.
 Schwarz, E. H. L. 40.
 Schwetz, Th. 27.
 Schwetsoff, M. 36.
 Seidlitz, W. v. 32.
 Semon, R. 12.
 Sergi, G. 44.
 Servit, M. 21.
 Seward, A. C. 47.
 Shaw, J. K. 8.
 Shimek, B. 28.
 Shimer, H. W. 32.
 Shull, A. 12.
 Shull, A. F. 12.
 Sierp, H. 15.
 Simonelli, V. 40.
 Simionescu, J. 36. 40.
 Silvestri, A. 47.
 Smith, G. E. 45.
 Smith, G., and Haig Thomas, Mr^s. 19.
 Smith, W. W. 12.
 Smolian, K. 16.
 Soergel, W. 28. 34. 36. 43.
 Sokolov, D. N. 36.
 Sollas, J. B. J., u. Sollas, W. J. 40.
 Solms-Laubach, H. zu 47.
 Sommermeier, L. 28.
 Sonza, D. H. de 23.
 Sorre, M. 15.
 Spillman, W. J. 8.
 Sprecher, A. 8.
 Squinabel, S. 29.

- Ssapjegin, A. A. 4.
 Stackelberg, E. v. 4.
 Standfuss, M. 12.
 Stannus, H. S. 23.
 Stark, P. 47.
 Stefani, G. de, und Sforza, M. 28.
 Stefano, G. de 38. 43.
 Stierlin, K. 28. 37.
 Stockard, Charles R. 12.
 Stout, A. B. 8.
 Stuchlik, J. 4.
 Sturtevant, A. H. 12.
 Stromer, E. 40. 43.
 Strübin, K. 34.
 Suter, H. 33.
 Swingle, W. T. 8.

 Tanaka, Y. 13.
 Tandler, J. u. Gross, S. 4.
 Taylor, J. W. 17.
 Teppner, W. 40. 43.
 Thevenin, A. 34.
 Thomas, H. Hamshaw 47.
 Thompson, H. S. 8.
 Thompson, Ch. 36.
 Todd, C. 17.
 Toldt, K. jun. 13. 17.
 Tolmatschow, J. P. 28. 32.
 Tommasi, A. 28.
 Toni, A. de 28. 36.
 Toula, Fr. 28.
 Toyama, K., and Mori, S. 13. 19.
 Tschermak, E. v. 21.
 Tschirwinsky, P. 28.

 Urbain, J. A. 9.

 Vadász, M. E. 28. 36.
 Vaney, Cl. 17.
 Versluys, J. 40. 41.
 Vilmorin, P. de 9. 13.
 Vincent, G. 33.
 Vogt, R. 23.
 Voß, W. 5.
 Vries, H. de 4.

 Wade, A. 37.
 Wagner, P. 5.
 Wagner, G. 13.
 Walcott, C. D. 28.
 Walcott, Ch. D. 37.
 Walther, A. 13. 22.
 Walther, A. R. 13.
 Wangerin, W. 47.
 Ward, R. de C. 23.
 Wassjutotschkin, A. 17.

 Waterman, H. J. 9.
 Waterston, D. 45.
 Watson, D. M. S. 40.
 Wawilow, N. 5. 9.
 Wedekind, R. 28.
 Wehmer, C. 9.
 Weigelin, M. 34.
 Weigl, R. 17.
 Wellington, Richard 9.
 Weinberg, W. 23.
 Wein, K. 9.
 Weismann, A. 5.
 Weißenberg, R. 17.
 Wentworth, E. N. 13.
 Wernham, H. F. 5.
 Wetzel, W. 34. 47.
 Wheeler, R. 13.
 Wheldale, W., and Bassett, H. L. 15.
 Whiting, P. W. 13.
 Whitney, D. D. 13.
 White, O. E. 15.
 White, D. 47.
 Wickham, H. F. 37.
 Wichler, G. 9.
 Wieggers, Fr. 28.
 Wieland, G. R. 47.
 Wildeman, E. de 15.
 Wille, N. 5.
 Williams, H. S. 28. 29. 32. 33. 34.
 Williston, S. W. 38. 40.
 Wilson, J. 5.
 Wilson, James 13.
 Wiman, C. 24. 40.
 Withers, T. H. 37.
 Witte, H. 21.
 Wittenburg, P. de 34.
 Wittenburg, P. W. 29.
 Wodsedalek, J. E. 19.
 Wolk, P. C. van der 9.
 Woodruff, L. L. 13. 19.
 Woodward, A. S. 45.
 Woodward, H. 37.
 Worsley, A. 9.

 Yakowlew, N. 32.
 Yamanouchi, Shigéo 18.
 York, H. H. 18.
 Yoschida, S. 17.

 Zalessky, M. D. 47.
 Zederbauer, E. 9.
 Ziegler, H. E. 43.
 Zimmermann, W. 9.
 Zolla, D. 21.
 Zon, Raphael 5.
 Zuffardi, P. 43.

BAND 11 HEFT 1 u. 2

NOVEMBER 1913

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (MÜNSTER), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

BERLIN

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a

1913

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin

W 35 Schöneberger Ufer 12a

Schon erschienen

Gruppenweise Artbildung

unter spezieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera* von Dr. **Hugo de Vries**, Professor der Botanik in Amsterdam. Mit 121 Textabbildungen und 22 farbigen Tafeln. Geh. 22 M., geb. 24 M.

Das Werk bietet eine Darstellung der Art und Weise, wie in der Natur neue Arten entstehen. Die bisherigen Versuche des Vorfanges werden ausführlich behandelt, so daß man sich kurz berührt. Die gruppenweise Artbildung wird als eine Folge einer natürlichen Verknüpfung von Mutationsversuchen betrachtet. Es wird eine möglichst genaue Begriffsbestimmung der Verhältnisse der jetzt mutierenden Art gegeben sein müssen. — Die so sehr in Aufzählung gekommene Untersuchung über die Folgen von Kreuzungen, Verkreuzungen, sich fast allgemein auf die Folgen, die den sog. Mendelschen Gesetzen folgen. Prof. de Vries setzt, daß die Erscheinungen der Bastardierung ein viel größerer Gesichtspunkt, auf dem mehrere andere Typen unterschieden werden können, von denen einige von weit größerer theoretischer und praktischer Bedeutung besitzen als die Spaltungen, die von Mendel studiert worden sind.

Die vom Verfasser entdeckten Folgen der sog. doppelkreuzproben Kreuzungen haben in unserer Zeit das allgemeine Interesse in hohem Grade erregt. Das vorliegende Werk enthält im vollständigen Durchlauf der einschlägigen Vorkenntnisse und der Lehren des Verfassers. — Es wird daher in den Kreisen der Biologen, der Botaniker und Zoologen, all derjenigen, die sich mit Fragen der Abstammung und Vererbung beassen, der praktischen Züchter auf dem Gebiet des Gartengrasses, der Landwirtschaft, Tierzucht usw. Aufsehen erregen.

Von demselben Verfasser erschienen

Arten und Varietäten

und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von **Hugo de Vries**. Ins Deutsche übertragen von Prof. Dr. H. Kitchin. Mit 53 Textabbildungen. Geh. 16 M., Geb. 18 M.

Die Mutationen in der Erblchkeitslehre.

Vortrag, gehalten bei der Eröffnung der von William M. Rice gegründeten Universität zu Houston in Texas von Dr. **Hugo de Vries**, Professor der Botanik an der Universität in Amsterdam. Geh. 1 M., 60 Pf.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Vererbungsgeschichtliche Einzelfragen III.

Über den Gang der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von V. Haecker.

(Eingegangen: 15. Juni 1913.)

Die eigentlichen Schwierigkeiten, mit welchen die Theorie der Vererbung erworbener Eigenschaften von jeher zu kämpfen hatte, liegen weniger in der Vorstellung, daß überhaupt eine von dem Elter erworbene Abänderung **A** auf die Fortpflanzungszellen projiziert wird und hier eine mehr oder weniger bestimmte Keimesabänderung **a** hervorruft, sondern darin, daß das, was im Kinde als Folge der Keimesabänderung **a** zum Vorschein kommt, gerade wieder die Abänderung **A** sein soll. Mit andern Worten: es ist nicht ohne weiteres zu verstehen, daß der betreffende Prozeß ein umkehrbarer oder gar periodischer sein und daß eine somatogen erzeugte Abänderung die „Anlage“ für ihre eigene blastogene Wiedererzeugung ins Leben rufen soll.

Diese Schwierigkeiten fallen größtenteils weg, sobald man sich darüber klar wird, daß die wirklich nachweisbaren Fälle einer Vererbung erworbener Eigenschaften sehr verschiedenartiger Natur sind und demnach auch eine verschiedene Erklärung verlangen, ja daß bei gewissen komplexen Abänderungen nicht einmal für die einzelnen Komponenten eine völlig gleichartige Übertragungsweise angenommen werden kann. Insbesondere werden aber in manchen Fällen die Schwierigkeiten dadurch weggeräumt, daß die Keimesabänderung **a** gar nicht als ein epigenetisch dem Keim beigefüges *Novum* (als ein Engramm im ursprünglichen Sinne Semons) gedacht wird, sondern als eine im latenten Zustand schon vorhandene, der Eltern-Abänderung **A** adäquate Potenz oder Reaktionsform, welche durch die Eltern-Abänderung oder gleichzeitig mit ihr aktiviert oder zur Aktivität vorbereitet wird.

Ich habe schon früher¹⁾ diese Gesichtspunkte, sowohl den allgemeinen, wie den speziellen, zur Anwendung gebracht. Hier soll dies in einer mehr systematischen Weise versucht werden.

1. In mehreren der beschriebenen Fälle ist die Reizwirkung als eine konstitutionelle Schwächung allgemeiner Natur anzusehen, die auf die Keimzellen und durch diese auf die Nachkommen übergeht und bei letzteren gelegentlich, namentlich bei Hinzutreten akzidentieller äußerer Faktoren, zu den gleichen Erscheinungen (Außen-eigenschaften) führt wie bei den Eltern. Dann liegt nicht das Schema $A—a—A$, sondern ein allgemeinerer Zusammenhang: $A—a—(A, B, C \dots)$ vor. Um Verhältnisse dieser Art mag es sich handeln, wenn nach Brown-Séquard u. a.²⁾ die Nachkommen von Meerschweinchen, bei welchen durch Eingriffe epileptische Erscheinungen hervorgerufen worden waren, eine besonders große Disposition für komplette oder inkomplette Anfälle von Epilepsie zeigen.

2. Reizwirkungen können sich ferner in Form von Gleichgewichtsstörungen allgemeiner Natur äußern, welche, ohne daß die Vitalität wesentlich beeinträchtigt wird, zu Anomalien mehr aberrativen, als pathologischen Charakters führen. Auch solche Störungen können durch die Keimzellen hindurch auf die Nachkommen übertragen werden und hier ebenfalls in Gestalt morphologischer oder physiologischer Aberrationen in Erscheinung treten. So kann es dann — vielleicht mehr gelegentlich — zu einer Wiederholung der elterlichen Anomalien kommen. Derartiges trifft wohl zu, wenn Blaringhem beim Mais durch Verstümmelung des Haupthalms Abweichungen hervorgerufen hat, welche bei den nicht verstümmelten Nachkommen in abgeschwächtem Maße wieder auftraten.

3. Außer diesen exogenen Gleichgewichtsstörungen allgemeiner Art gibt es drittens solche von mehr spezieller Natur, indem durch Veränderung der Lebenslage in erster Linie die labilsten Elemente des Artbildes, nämlich die hochspezialisierten Anpassungscharaktere, aus der Gleichgewichtslage gebracht, also gewissermaßen die Spitzen oder äußersten Triebe der Art- und Rassenentwicklung kupiert werden. Vielfach hat man dann das Bild von Hemmungen oder Defekten³⁾ vor sich, man wird aber wohl besser allgemein von Entdifferenzierungen (Entspezialisierungen) sprechen.

¹⁾ Einzelfragen II, diese Zeitschr. 4 1910, S. 24; Allg. Vererbungsl., Kap. 15—17.

²⁾ Vgl. besonders Maciesza und Wrzosek, Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol. 1911.

³⁾ „Als Entwicklungshemmungen können diese Differenzierungen im allgemeinen nicht bezeichnet werden, da die reproduzierten Stadien meistens keine normalen onto-

Es ist z. B. bekannt, daß Domestikation in dieser Richtung wirkt und unter anderem das komplizierte Bild der „Wildfarbe“ in Unordnung bringt. Bei Vögeln hat schon die „Halbdomestikation“, d. h. die Gewöhnung an die Nachbarschaft des Menschen, eine Rückbildung und Generalisierung des Nistinstinktes und Abweichungen von der spezifischen Vermehrungsperiodizität und Vermehrungszahl zur Folge. Ähnliche Entdifferenzierungen konnten auch auf experimentellem Wege herbeigeführt werden und in einigen Fällen ließ sich der Nachweis führen, daß Abänderungen dieser Art auf die Nachkommen übertragen werden. In bezug auf den Modus der Vererbung dürften allerdings in diesen Fällen Verschiedenheiten bestehen:

3a. Wirken Milieuveränderungen in der Art, daß sie hochspezialisierte physiologische Verhältnisse oder komplizierte Instinkte aus dem Gleichgewicht bringen, so wird es vorkommen, daß durch das Milieu direkt oder indirekt auch die Keimzellen in der Richtung einer Gleichgewichtsstörung beeinflußt werden. Solche Erschütterungen des Keimplasmas werden dann bei den Nachkommen vor allem auch darin zur äußeren Erscheinung gelangen, daß gerade die jüngsten, am meisten spezialisierten Komponenten des Artbildes, die auch in der Ontogenese im allgemeinen zuletzt zur Entfaltung kommen, aus dem Geleise gebracht oder in der Entwicklung vollkommen unterdrückt werden. Unter diesen werden sich aber gerade auch diejenigen physiologischen und psychologischen Erscheinungen befinden können, welche in der der Milieuveränderung ausgesetzten Generation scheinbar allein oder in besonders augenfälliger Weise getroffen worden sind. Der Fall liegt also ähnlich wie bei den konstitutionellen Schwächungen und Gleichgewichtsstörungen allgemeiner Art, nur daß in unserm Fall ganz spezielle Merkmale, nämlich hochdifferenzierte Anpassungscharaktere und Vorgänge ganz bestimmter Art, nämlich Entdifferenzierungen, in Betracht kommen oder vielleicht besonders in die Augen fallen.

Wenn der in Réunion gezogene europäische Pfirsichbaum den an unser Klima angepaßten periodischen Laubfall aufgibt (Bordage) oder die Raupen des Eichenspinners (*Lasiocampa quercus*) durch Wärme und reichliche Ernährung zum Verzicht auf den Winterschlaf veranlaßt werden (Pictet), und wenn dann eine erbliche Übertragung dieser Entdifferenzierungen beobachtet wird, so dürfte die hier skizzierte fakultativ-identische Vererbung im Spiele sei. Der nämliche

genetischen Durchgangsstadien darstellen, eher könnte man auch hier von phylogenetischen Reminiszenzen sprechen“ (Allg. Vererb., 2. Aufl., S. 171).

Modus kommt wohl auch mit in Betracht, wenn bei der Geburtshelferkröte (*Alytes*) durch künstliche Milieuveränderung eine Rückkehr zu den „primitiven“ Laichgewohnheiten anderer Froschlurche erzwungen und diese Instinktänderung auf die Nachkommen übertragen wird (Kammerer).

3b. Werden durch starke Reize hochspezialisierte morphologische Einrichtungen in ihrer Entwicklung gestört oder entdifferenziert, so wird, falls die direkte Wirkung der Reize sich gleicherweise auf das Soma und auf die Keimzellen erstreckt, falls also die Möglichkeit einer Parallelinduktion gegeben ist, das Keimplasma ebenfalls im Sinne einer unvollkommenen Ausbildung, einer Entdifferenzierung beeinflusst werden können. Es scheint, beiläufig bemerkt, die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, auch den histologischen Nachweis für eine derartige Parallelwirkung zu erbringen. Wenigstens läßt sich für die Furchungszellen der Kopepoden zeigen, daß unter der Wirkung chemischer und thermischer Reize der gewöhnliche Kernteilungsmodus in den für embryonale, wenig differenzierte Zellenzustände charakteristischen heterotypischen Modus übergeführt wird¹⁾.

Jene Entdifferenzierung des Keimplasmas wird zunächst ganz allgemeiner Natur sein, d. h. aus dem unvollständig ausgebildeten Keim wird auch ein unvollständiger Organismus hervorgehen. Es wird sich aber die Entdifferenzierung bei den Nachkommen vor allem auch darin äußern, daß bei ihnen gerade jene hochspezialisierten, stammesgeschichtlich jüngsten Einrichtungen nicht mehr zur Ausbildung gelangen. So werden die bei den Kindern hervortretenden Abänderungen auch in diesem Fall mit den von den Eltern erworbenen übereinstimmen können.

Beispielsweise lassen nach Einwirkung extremer Temperaturen auf die *Vanessa*-Puppen die Imagines eine Zurückdifferenzierung gewisser spezifischer Merkmale erkennen: Das Auge des Tagpfauenauges wird ausgelöscht, die ziegelrote Grundfarbe des großen und kleinen Fuchses und das Purpurbraun des Tagpfauenauges werden in ein düsteres Braun übergeführt. Dieser Entdifferenzierung somatischer Merkmale dürfte eine teilweise Entdifferenzierung der Keimzellen parallel laufen und als Folge davon ist anzusehen, daß beim kleinen Fuchs auch bei den Nachkommen die Entdifferenzierung der Grundfarbe wieder hervortreten kann.

¹⁾ Allgem. Vererb., Kap. 10.

3c. Eine erbliche Übertragung von Entdifferenzierungen kann wohl auch auf dem Wege der somatischen Induktion, und zwar in der gleich näher zu besprechenden Weise zustande kommen.

4. In einer Reihe von gut beglaubigten Fällen können die bei den Eltern exogen erzeugten und erblich übertragenen Abänderungen nicht als Entwicklungshemmungen ontogenetischer Art oder Entdifferenzierungen aufgefaßt werden, vielmehr machen sie den Eindruck von wirklichen Neuerscheinungen, welche z. T. außerhalb der Richtlinien der stammesgeschichtlichen Entwicklung liegen, z. T. einen ausgesprochen progressiven Charakter haben. Als besonders klare Beispiele seien gleich hier die erworbene Rizin- und Abrinfestigkeit der Mäuse (Ehrlich), sowie die Verschmelzung der zwei äußeren Vorderrandflecke genannt, welche unter der Wirkung extremer Temperaturen in übereinstimmender Weise bei mehreren Vanessen erfolgt, aber bei keiner der jetzt lebenden Arten als normales Vorkommen bekannt ist. Als weiteres Beispiel soll die künstlich bewirkte reziproke Verähnlichung der beiden Salamandra-Arten (Kammerer) dienen. In letzterem Fall liegt es nahe, mindestens die Umwandlung der einen Art als eine progressive Variation zu deuten.

Werden derartige, auf den ersten Anblick progressive Bildungen auf die Nachkommen übertragen, so liegen wieder zwei Erklärungsmöglichkeiten vor.

4a. In einigen wenigen Fällen, so bei der erworbenen und vererbten Giftfestigkeit, dürfte typische Parallelinduktion vorliegen. Der Giftreiz wirkt gleicherweise auf alle Zellen einschließlich der Keimzellen ein und ruft eine gleichsinnige konstitutionelle Änderung des Plasmas hervor. Ist die Wirkung eine nachhaltige, so werden diese konstitutionelle Abänderung und die durch sie bedingten physiologischen Eigenschaften in derselben Weise auf die Zellen der Nachkommen übertragen werden können, wie ein giftfest gewordener einzelliger Organismus, z. B. ein Trypanosom, diese Eigenschaft durch Teilung auf zahlreiche Nachkommen-Generationen übertragen kann (Ehrlich).

4b. In anderen Fällen wird, wie ich glaube, das physiologische Verständnis des Vererbungsvorgangs von der Annahme aus erleichtert, daß weder die elterliche Soma-Abänderung noch die ihr entsprechende Keimesabänderung ein eigentliches Novum darstellen, sondern daß es sich nur um die Weckung einer in latentem Zustand schon vorhandenen Potenz oder Reaktionsform handelt, welche nur unter ganz besonderen Verhältnissen zum Vorschein kommt. Nach

dieser Auffassung stellt z. B. die Verschmelzung der beiden Vorder-
randflecken des *Vanessa*-Flügels, welche bei Einwirkung extremer
Reize zutage tritt, eine der Gattung *Vanessa* zukommende Ent-
wicklungsmöglichkeit dar, welche neben anderen Möglichkeiten in sämt-
lichen *Vanessa*-Keimen als latente generelle Potenz vorhanden
und daher erblich übertragbar ist. Ebenso liegt wohl eine Weckung
latenter Potenzen vor, wenn dem schwarzen Alpensalamander die Fort-
pflanzungsweise des Feuersalamanders künstlich aufgezwungen wird.

Auf welche Art kann nun vom Boden dieser Pluripotenz-
hypothese aus, wonach also jede Spezies eine größere, aber keines-
wegs unbegrenzte Anzahl von normalerweise latenten Entwicklungs-
möglichkeiten besitzt, die eingangs hervorgehobene Hauptschwierigkeit
des Larmarckschen Problems beseitigt werden?

Ich glaubte früher, daß auch in den zuletzt angeführten Fällen
die Annahme der Parallelinduktion eine ausreichende Erklärung er-
möglicht, ich möchte aber heute den hauptsächlich von Semon vor-
gebrachten Gründen, welche gegen eine weitere Verbreitung der
Parallelinduktion sprechen, Rechnung tragen, und eine besondere Art
von determinierter somatischer Induktion als den in Betracht
kommenden Vererbungsmodus ansehen.

Im Signal- und Chiffreverkehr, z. B. bei dem an der See ge-
bräuchlichen Wettersignaldienst, ist es möglich, mittels einer verhältnis-
mäßig geringen Zahl von Zeichen sich zu verständigen, da die Zahl
der in Betracht kommenden Mitteilungen eine begrenzte und jede
einzelne im Schlüssel des Empfängers vorgemerkt ist.

Ebenso wird auch die somatische Induktion, d. h. die Signali-
sierung zwischen Soma und Keimzellen, eine wesentlich einfachere
sein, wenn es sich nicht darum handelt, daß eine unbegrenzte Anzahl
von exogenen Abänderungen (z. B. funktionelle Veränderungen einzelner
Muskeln oder Muskelgruppen) in den Keimzellen sich widerspiegelt,
sondern wenn die äußeren Reize nur eine begrenzte Zahl von erb-
lichen Abänderungen hervorrufen, für welche in den Keimzellen je
eine latente Potenz gewissermaßen bereit liegt.

Wir können auch sagen: Jedem Organismus kommen außer dem
typischerweise realisierten Zustand Z noch eine Anzahl virtueller Zu-
stände Z', Z'', Z''' ... zu. In jedem von diesen würden, wenn er ver-
wirklicht würde, die einzelnen Teile des Körpers annähernd ebenso
in harmonischem Zusammenhang stehen oder aufeinander abgestimmt
sein, wie in dem Zustand Z.

Werden nun während des typischen Zustandes Z bestimmte Teile des Körpers durch äußere Reize in die dem Zustand Z' entsprechende Phase übergeführt, so wird eine allmähliche Umstimmung oder Assimilation auch der übrigen Teile einschließlich der Keimzellen erfolgen können, so daß sie ebenfalls die den Zustand Z' entsprechende Beschaffenheit annehmen. Für diesen zunächst hypothetischen Vorgang besteht ein tatsächliches Analogon in den regulatorischen Umordnungs- und Umstimmungsprozessen, die bei der tierischen und pflanzlichen Regeneration von den affizierten Stellen aus vor sich geht. Ob diese somatische Induktion im übrigen auf dem Wege der Stoffübertragung oder einer energetischen Leitung erfolgt, soll dahingestellt bleiben, jedenfalls ist aber der Vorgang der somatischen Induktion, wenn es sich unserer Annahme zufolge um eine nicht allzugroße Zahl von gegebenen Entwicklungsmöglichkeiten handelt, wesentlich leichter vorstellbar, als wenn eine unbegrenzte Zahl von unbestimmten Möglichkeiten in Betracht gezogen werden müßte.

Es bleibt nun zunächst noch der Nachweis zu führen, daß die hier gemeinten latenten Potenzen experimentell zu ermittelnde Realitäten und nicht bloß Hilfskonstruktionen sind, welche nach Bedarf nach Art eines *deus ex machina* herangezogen werden können, wenn es sich um die physiologische Erklärung eines besonderen Falles handelt, und daß sie nicht in unbegrenzter Zahl in der Verborgenheit ruhen, wie die Plastiken, die der Bildhauer nach Wunsch und Willen aus dem Marmorblock herausarbeiten kann, sondern daß sie ganz bestimmter Natur sind, wie die verschiedenen Modifikationen, welche der Kohlenstoff annehmen kann, oder wie die Isomeren einer organischen Verbindung.

Tatsächlich gibt es mehrere kaum anfechtbare Hinweise darauf, daß die Organismen wirklich mit solchen virtuellen Potenzen in weitem Umfang, wenn auch nicht unbegrenzt ausgestattet sind. Solche Hinweise bilden z. B. die universellen Potenzen¹⁾, d. h. Entwicklungsmöglichkeiten, welche bei den Angehörigen verschiedener Tierklassen oder gar beider Organismenreiche in übereinstimmender Weise vorkommen, z. B. der Albinismus; ferner die gemeinsamen oder generellen Potenzen²⁾, welche in den verschiedenen Gliedern einer engeren Verwandtschaftsgruppe, insbesondere eines Genus teils normalerweise zur Entfaltung kommen, teils als virtuelle Anlagen vorhanden sind, wie vielleicht die Zebrastrreifung der Equiden; weiterhin die früher

¹⁾ Vgl. Über die leb. Substanz. Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württ. 1908, S. 363.

²⁾ Einzelfragen II, diese Zeitschr. 4 1910, S. 25.

von mir als Transversionen¹⁾ bezeichneten Entwicklungsmöglichkeiten, d. h. Merkmale, welche einzelnen Formen als normale spezifische Charaktere zukommen, dagegen bei den Angehörigen anderer Gruppen nur als gelegentliche Abnormitäten, wahrscheinlich unter der Wirkung besonderer Ursachenkombinationen, zum Vorschein kommen, z. B. die Schwimmhäute der Wasservögel, die als erbliche Abnormitäten auch bei den Tauben auftreten. Von besonderem Interesse sind die mutuellen Transversionen, für welche das aberrative Vorkommen gekreuzter Schnäbel außerhalb der Gattung *Loxia* und andererseits die gelegentlichen Varietäten von *L. curvirostra* mit ungekreuztem Schnabel ein zoologisches Beispiel bilden. Auch die besonders von H. de Vries behandelte transgressive Variabilität²⁾, bei welcher die fluktuierenden Abänderungen zweier Arten gegenseitig die Artgrenzen überschreiten, kommt hier in gewissem Sinne in Betracht.

Für viele dieser Potenzen sind die auslösenden Reize genauer bekannt, auch die für unsere Frage besonders wichtige Erbllichkeit ist in zahlreichen Fällen nachweisbar. Jedoch ist das ganze Gebiet sowohl auf zoologischer wie auf botanischer Seite noch einer systematischen Durcharbeitung bedürftig, und neben der Frage nach dem Umfang der fluktuierenden Variabilität einer Spezies dürfte in Zukunft die andere Frage ein immer größer werdendes Interesse beanspruchen, wie groß bei den einzelnen Arten die Zahl der latenten, vorzugsweise in Form von Mutationen zur Entfaltung kommenden Potenzen ist.

Für unsern Zweck genügt zunächst die Feststellung einer bei den Organismen in weitem Umfang vorhandenen immanenten Pluripotenz, mag nun diese durch die Konstitution des Artplasmas als gewissermaßen ungewollte und zunächst zwecklose Nebenerscheinung bedingt sein, so wie die Isomerien einer organischen Verbindung aus deren Konstitution ableitbar sind, oder mag sie im Laufe der Artgeschichte unter dem Einfluß von öfters wechselnden Milieuverhältnissen und unter der Mitwirkung von Selektionsprozessen entstanden sein.

Die Pluripotenzhypothese sucht die Schwierigkeiten zu beseitigen, welche dem physiologischen Verständnis einiger spezieller Fälle von Lamarckscher Vererbung im Wege standen, und sie will zur Abrundung des Gesamtbildes beitragen, das man sich, wie ich glaube, zurzeit von diesen Vorgängen machen kann. Ich möchte es dahin gestellt sein lassen, ob sich sämtliche Erscheinungen tatsächlich in einer

¹⁾ Einzeltragen I, diese Zeitschr. 1 1909, S. 461.

²⁾ H. de Vries, Die Mutationstheorie. 1 S. 308 ff., 2 S. 346 ff.

der vier besprochenen Kategorien unterbringen lassen. Diese Frage ist deshalb noch weit entfernt von der Lösung, weil in einer sehr großen Anzahl von Fällen die Resultate noch unsicher und zweideutig sind, und weil man bisher fast immer zufrieden war, wenn die erbliche Übertragung dieser oder jener Außeneigenschaft nachweisbar erschien.

Man wird aber auch hier, wie auf anderen Gebieten der Erbllichkeitsforschung¹⁾, erst dann die experimentell gewonnenen Resultate richtig beurteilen und die Zahl der Hilfhypothesen und Fiktionen einschränken können, wenn man die Brücke zwischen den sichtbaren Außeneigenschaften und den aus den Versuchen erschlossenen Elementareigenschaften oder Erbeinheiten zu schlagen sucht und mittels der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse durch die Zwischeneigenschaften hindurch gegen die Elementareigenschaften selber vorzudringen beginnt.

¹⁾ Vgl. Untersuchungen über Elementareigensch. I, diese Zeitschr. 8 1912, S. 36.

Color inheritance in the Horse.

By E. N. Wentworth, Ames Iowa, U. S. A.

(Eingegangen: 15. Mai 1913.)

While laboratory animals have yielded very nicely to the study of their inheritance of color, the horse still remains a mystery in many of the phases of coat transmission. HURST and BUNSOW have recognized chestnut with the sorrel and liver shades as a true recessive, and HURST has shown black to be epistatic to this reddish pigment. Bays and browns have been with difficulty separated but have been considered as epistatic to both colors mentioned, while grays and roans seem dominant to the entire series of color. One difficulty which seems to have beset all investigators up to the present time, with the exception of DR. WALTHER, is the tendency to arrange all colors as an epistatic and hypostatic series, expecting them, then, to conform to the simple laws of presence and absence. That this attempt has been a real stumbling block the writer hopes to show, by means of his arrangement of factors in a manner slightly similar to WALTHER's and STURTEVANT's methods but differing in the factors themselves.

The pigments in the equine coat.

A microscopic examination and simple chemical tests reveal only two pigments in the coat of the ordinary horse. These seem to correspond to the red or yellow and the black pigments found in rodents. There is quite evidently a lack of chocolate or else such a close linkage of the brown and black pigments that they are not readily separable.

Under both the low and high power red pigment granules may be discerned in the sorrel, chestnut, bay or red roan hairs. The granules are sharply distinct and typical in form but there seems also to be a diffuse red, slightly lighter in tinge, distributed quite evenly throughout the cortical layer. This is entirely separate from the effects of spherical aberration, and is quite evidently a basal ground-pigment found in all but white or albino hairs.

Black pigment granules rather larger, coarser and more frequently clustered appear in the black horse. They are so numerous and typical that they quite obscure the red ground pigment.

Quantitative differences appear in the amount of pigment in the hair, intense and dilute conditions being readily recognizable. The effects of age and sun are quite noticeable also, fading usually being produced, as in some cases the black hair loses its black pigment almost entirely and gives the rusty black so common in Percherons and general work horses.

The inheritance of the red pigment.

HURST and BUNSOW have shown that chestnut breeds true. The figures in the table, taken from various sources⁽¹⁾, show that out of 1610 matings all but 16 are chestnut. This is a deviation from a pure recessive of 1%, but since it has been shown that the average stud book contains 2% of errors, this 1% may be readily credited to that. It will be noticed that the variates are 6 bays and 10 blacks. Bay is the common color of a colt at birth and a rusty black is nearly as frequent. Since many colts are recorded at from one to three months of age and since the natal coat is not shed usually until the foal is twelve weeks old errors here are not unexpected.

The black pigment seems more complicated in nature. 406 individuals show it to 41 without when black is mated to black and 200 bear it to 108 without when black is mated to chestnut. Since most of the individuals in the black by black matings are from the Percheron breed in which there are a large number of homozygous blacks the small ratio of chestnut segregates is not surprising. The 15 bays from the black by black mating are unexpected. 11 of these come from STURTEVANT's records. He offers the possibility of error by explaining it on the ground of error in the natal coat, on the difficulty in distinguishing dark browns from blacks in the parents and by other means. These seem sufficient to the writer to permit disregarding them since he found none in his studies on actual individuals, (l. c. some 100 in number). STURTEVANT and the other investigators are disturbed by the high percent of bays from the black by chestnut matings, but this is probably due to the idea of bay

(1) The Government Gray Draft Horse Experiment at Ames, Pedigree and study of actual animals by the writer, STURTEVANT's, WILSON's and ANDERSON's papers principally, with isolated cases from the agricultural press.

held by them. It fits the writer's hypothesis perfectly. The factors so far considered may be lettered as STURTEVANT has done, c for the chestnut ground pigment and H for the black pigment, (HURST's factor).

Bays and Browns.

Bay and brown are distinguished with difficulty by each of the investigators and by most practical men. On this account the writer has made no attempt to separate them but has lumped such records together.

Bay is a restriction factor, which will be called B, that limits the development of the black pigment to the eye, mane, tail, lower limbs and the extremities in general⁽¹⁾. It can operate only in the presence of factor H, black pigment. Brown probably differs from bay in having the dapple pattern combined with the restriction factor B. This permits some black to appear where the dapples are located and gives a darker appearance. This idea would suit the microscopic as well as visual evidence since brown differs from bay in the presence of black hairs. Most writers have considered brown dominant to bay, a condition which would suit the above theory since the dappling pattern is apparently dominant.

Bay to bay gives 5723 bay, 274 black and 672 chestnut. This varies quite a little from the expected 9:3:4 ratio. However the bays are very largely, (all but about 500), from the American Saddle Horse and Standard Bred records, and bay has been the dominating color among them for seventy five years. The deficiency in blacks may be accounted for by their lack of popularity⁽²⁾. Bay to black and to chestnut give qualitatively similar results as would be expected, but there is a lower percentage of bays and a higher percentage of blacks in one case and chestnuts in the other than would be expected.

The high percent of bays in the offspring of blacks to chestnuts has been non-conformable to previous theories. The restriction factor B does not appear somatically except in the presence of H, black pigment. Theoretically three-fourths of the chestnuts ought to carry this restriction factor, so that the mating of these to blacks should always supply bays. From this standpoint there is a deficiency rather than an excess of bays.

⁽¹⁾ Black pigment is also present in the skin of the bay horse. It furnishes one basis for the superficial distinction of bay and chestnut coats, claimed possible by some.

⁽²⁾ This would prevent recording of black animals.

The duns.

Duns are little known. Their numbers are few and they may be grouped into at least three kinds. The ordinary buckskin with black extremities is probably a dilute bay, the yellowish dun a dilute chestnut and the cream colored with light mane and tail, a dilute sorrel with the yellow extremities, factor M.

Since the records do not separate them they will not be dealt with further. Factor I, the dilution factor is probably epistatic to all but gray and roan.

The grays.

Gray is recognized as a separate factor by all writers. There seems some question as to whether it can operate in the absence of H, black pigment, but STURTEVANT presents evidence to show that it does. It is dominant to all factors previously named, dappling D and restriction B excepted, and varies from a deep iron gray in young stock to the white or flea-bitten gray of the older animal.

It is a simple factor since animals heterozygous for it produce 50% grays and 50% other colors. Dr. L. J. COLE of the University of Wisconsin has told the writer in private communication that one of his students has totalled the offspring of grays in the Clydesdale studbook and has obtained exactly 50% of each of grays and other colors. The Clydesdale breeders have objected to grays and have always bred their gray mares to other stock in order to reduce the chances of its appearance. Gray stallions since 1831 have nearly all been castrated. This has resulted in all the grays being heterozygous.

STURTEVANT shows 400 gray to 428 not gray for the heterozygous condition in one sex while he exhibits 45 gray to 15 not gray where both parents are heterozygous.

Gray is characterized by an intermingling of pigmented with non-pigmented hairs, usually associated with dappling. It seems possible that gray may be a combination of dappling and the roan factor although the above evidence indicates that it is a unit in action.

The roan pattern.

Roan seems dominant to all the other colors and is apparently a pattern entirely independent of the kind of pigment. Two kinds of roans exist visually, strawberry or red roan, and blue roan. These probably correspond to bays and blacks plus the roan pattern. It

seems possible that there also exists a chestnut roan, in fact they are apparently quite common, for roans with red pigmented manes and tails instead of black are seen frequently. Such a roan would probably be the type produced by the mating of blue roan to blue roan shown in the table. If the black factor were heterozygous in both sexes, the chestnut roan would result.

Roan differs from gray in lacking the dappling common to gray and in possessing quantitatively a much larger number of pigmented hairs. It has seemed to the writer that gray may be a combination of the roan, dappling and dilution factors coupled together in some way, but since from the present evidence that would necessitate considering gray epistatic to roan and since this latter is manifestly untrue it is best to consider them as separate factors.

Roan is epistatic to the entire series of factors as may be shown from the three following records. One a roan Belgian stallion owned at a small town in Iowa (the name and address are lost) sired 254 colts of which 230 were red roan and 24 blue roan, these colts coming from all colors of mares. The second a roan Belgian stallion which stood for two years in northwest Warren County, Iowa, sired 112 red roans, 7 blue roans and 6 chestnuts, from mares of various coats. The third, also a Belgian, owned in Marshall county, Ill. sired about half roan colts and the other half grays, blacks, bays, browns, and sorrels. His owner states that his sire was blue roan, his dam was bay, his second dam was chestnut and his dam's sire brown⁽¹⁾.

Spotting.

Spotting varies in type but may receive at least two classifications. The white stockings on the legs and the blazed face typical of the English breeds, Shire, Clydesdale, Hackney, Thoroughbred and allied breeds, seems to be inherited as a distinct kind of spotting although it fluctuates very markedly in amount of white. The "blaze" may become as small as the typical star in the forehead or may cover more than half the head. The stockings may extend well up to the elbow or stifle or may be restricted to the foot.

Dr. WALTHER recognizes another type of spotting, Schabrackenscheckung or saddle cloth marking and its recessive, absence of same.

(¹) Since the above records were prepared an instance has been discovered of a roan Belgian stallion in southeast Story county, Iowa, that has sired 256 red roan colts to the exclusion of other colors.

He finds it also inherited as a distinct unit although fluctuating in its limits. It is a spreading of white over the back, sides and croup, and down onto the legs. It is dominant and may appear with any color so far discussed. It is apparently what the horse breeder calls piebald or skewbald or what the average person calls a "calico" horse.

Albinos are uncommon, but extreme spotting with blue eyes (glass eyes) are frequently seen.

The reduction of Pigment in Mane and Tail.

Yellow manes and tails on sorrels and cream colored extremities on duns are very common. They are apparently recessive since one chestnut mare Bessie at the Iowa State College has produced eight chestnut colts, six with manes the same color as the body, two with the yellow mane. Another chestnut mare known as the "half-hackney" bred qualitatively the same producing two colts of the first class and one of the second. Four chestnut mares with yellow manes mated to three different chestnut stallions with yellow manes produced thirteen foals with yellow manes. The summary of data on this is appended.

	Chestnut stallions without yellow manes	Chestnut stallions with yellow manes
Chestnut mares with yellow manes...	25 without 6 with	13 with
Chestnut mares without yellow manes.	17 without 2 with	19 without 3 with

This shows it apparently to be recessive. A cream colored mare with light mane and tail produced three dun colts with black extremities when crossed to a bay. This would fit the above hypothesis although it throws no light on it.

The dilution factor.

The dilution factor I is apparently dominant. Mouse is a dilute form of black and three matings of mouse to black have given two mouse-colored and one black. The mouse colored parent of the black was produced by a black stallion to a dun mare so was known to be heterozygous. The table shows that duns mated to other colors have produced 13 duns to 19 other colors, near enough to expectation in such small numbers to account for dilution being a dominant factor.

It must be remembered that duns are not popular, in America at least, and hence there will probably be a deficiency. Also because of this most duns will be heterozygous.

Summary.

The factors so far discussed will account for the following colors, those qualitatively alike being grouped together:

Sorrel-Chestnut-Liver.

Black-Mouse.

Bay-Brown-Bloodbay-Mahogany bay-Seal Brown.

Dun-Buckskin-Cream-Isabelline.

Gray-White.

Blue roan.

Roan-Strawberry Roan-Red Roan.

Piebald-Skewbald-Blaze and white stockings.

Dappling.

The factors themselves follow with the tentative composition for the different colors:

Factor c equals Red or yellow basic pigment.

Factor H equals Black.

Factor B equals Restriction factor producing bay in presence of H.

Factor G equals Factor for gray pattern.

Factor R equals Factor for roan pattern.

Factor D equals Factor for dappling pattern.

Factor S equals Star or blaze in forehead and white on legs.

Factor P equals Piebald and skewbald markings, Dr. W. ALTHOFF'S

Schabrackenscheckung.

Factor M equals light creamy yellow mane and tail.

Factor I equals dilution factor dominant to i, intense.

Chestnut equals C, may have B & M in some cases.

Black equals C H, may have D in some cases.

Mouse equals C H I, may have D in some cases.

Dun equals C I, C B I or C M I, according to kind.

Bay equals C H B.

Brown equals C H B D.

Gray equals commonly C H G D, maybe C G D.

Blue roan equals C H R.

Red roan equals C R or C H B R, latter commonest.

	Red roan	Blue roan	Gray	Dun	Bay	Black	Chestnut
Red roan \times red roan	45	—	—	—	5	—	—
Red roan \times blue roan ...	33	11	2	—	2	—	—
Red roan \times gray	37	7	27	—	4	2	2
Red roan \times bay	93	6	27	—	101	7	10
Red roan \times black	14	4	1	—	5	11	1
Red roan \times chestnut	18	2	4	—	12	2	4
Blue roan \times blue roan ...	1	3	1	—	—	—	—
Blue roan \times gray	—	—	1	—	2	—	—
Blue roan \times bay	—	1	—	—	8	3	1
Blue roan \times black	—	—	—	—	—	1	—
Blue roan \times chestnut	—	1	—	—	1	—	—
Gray \times gray	—	—	66	—	13	12	—
Gray \times dun	—	—	7	5	2	—	—
Gray \times bay	—	1?	50	—	54	6	9
Gray \times black	—	—	18	5	14	20	5
Gray \times chestnut	—	—	14	—	7	2	10
Dun \times dun	—	—	—	2	1	—	1
Dun \times bay	1?	—	—	4	4	1	1
Dun \times black	—	—	—	3	1	1	1
Dun \times chestnut	—	—	—	1	1	—	—
Bay \times bay	—	—	—	—	5723	274	672
Bay \times black	—	—	—	—	1218	476	130
Bay \times chestnut	—	—	—	—	826	70	497
Black \times black	—	—	—	—	15?	391	41
Black \times chestnut	—	—	—	—	135	65	108
Chestnut \times chestnut	—	—	—	—	6?	10?	1594

Literature cited.

- ANDERSON, W. S. The Inheritance of Coat Color in Horses. Saddle and Show Hors. Chronicle, May 16, 1912.
- BUNSOW, R. Inheritance in Race Horses. Mendel Journal, February, 1911.
- HURST, C. C. On the Inheritance of Coat Color in Horses. Proceedings Royal Society. London 77 1906.
- Studbook of Jutland Horses 2 1912.
- STURTEVANT, A. H. A Critical Examination of Recent Studies on Color Inheritance in Horses. Journal of Genetics 2 No. 1, February 1912.
- WALTHER, A. R. Beiträge zur Kenntnis der Vererbung der Pferdefarben. M. und A. Schaper, Hannover, Germany 1912.
- WILSON, JAMES. Inheritance of the Dun Coat Colour in Horses. Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society.

Die Variationskurve in der Biologie.

Von Felix Auerbach.

(Eingegangen: 26. Juni 1913.)

Aus Anlaß allgemeiner Studien über graphische Methoden und Gesetze sah ich mich veranlaßt, auch die biologische Literatur der neueren und neuesten Zeit durchzugehen, und ich bin dabei auf eine Feststellung gestoßen, deren Mitteilung vielleicht für die auf diesen Gebieten arbeitenden Biologen von Wert sein dürfte, ganz abgesehen von der allgemeinen Klärung der Begriffe und Vorstellungen, die sich an der Hand der betreffenden Betrachtungen ergeben wird.

In den biologischen Wissenschaften, namentlich in der Anthropologie, Zoologie und Botanik, ist seit einigen Jahrzehnten eine Methode in Aufnahme gekommen und von schönen Erfolgen belohnt worden, von der man lange Zeit hindurch nichts wissen wollte, und die auch jetzt vielleicht noch manchen versteckten Gegner hat: die statistische Methode. Bei ihr werden die zählbaren oder meßbaren Eigenschaften von Individuen ins Auge gefaßt, und zwar von möglichst vielen Individuen; und es wird festgestellt, mit welcher Anzahl oder Maßzahl diese Eigenschaft bei den einzelnen Individuen vorkommt. Alsdann werden alle diese Fälle zusammengestellt, und es wird versucht, das Phänomen nach allen Richtungen hin gesetzmäßig zu erfassen. Dabei handelt es sich eigentlich um zwei Gesetze verschiedenen Charakters: erstens um das Gesetz der Gesamtmenge, um das mittlere Verhalten, also um ein Gesetz, aus dem die individuellen Eigenschaften verschwunden sind und in dem nur noch das Gesamtverhalten zum Ausdrucke kommt; und zweitens das Gesetz der individuellen Abweichungen von diesem Durchschnittsverhalten. Dabei ist ein Unterschied zu machen, der eigentlich nicht sowohl realen Charakters ist, als vielmehr den derzeitigen Stand unserer Erkenntnis betrifft: es gibt individuelle Abweichungen, die bestimmte, uns bekannte Ursachen haben; und es gibt andere, bei

denen das nicht der Fall ist, und die wir daher als zufällige Abweichungen bezeichnen. Das Gesetz der begründeten Abweichungen wird natürlich von den Bedingungen des besonderen Falles abhängen. Was dagegen das Gesetz der zufälligen Abweichungen angeht, so wird man, wenn man ganz naiv an die Sache herantritt, zunächst zu der Meinung neigen, daß hier von einem bestimmten Gesetze überhaupt nicht die Rede sein könne; denn Zufall und Gesetz, so wird man sagen, schließen sich doch aus. Man weiß längst, daß diese Meinung irrig ist; daß vielmehr auch der Zufall durch ein Gesetz beherrscht wird, und noch dazu durch ein, wie die mathematische Theorie ergibt, erstaunlich einfaches Gesetz, das man am besten als das „Wahrscheinlichkeitsgesetz“ bezeichnet. In der Anwendung, z. B. auf biometrische Probleme, wird das Wahrscheinlichkeitsgesetz sich nicht immer, vielleicht sogar überhaupt niemals ganz exakt, bestätigt finden; und es ist dann eben mit Sicherheit zu schließen, daß die Verteilung der individuellen Werte nicht ausschließlich dem Zufall zuzuschreiben ist, sondern daß sie zu einem Teile bestimmte, erkennbare Gründe hat. Und diese Gründe aufzufinden, zu zeigen, daß sie die wirkliche Verteilung der Abweichungen richtig darstellen, und aus diesem Befunde weitere Schlüsse zu ziehen, das ist eben dann das spezielle biologische Problem. Voraussetzung dabei ist selbstverständlich, daß das richtige Wahrscheinlichkeitsgesetz zugrunde gelegt wird; denn wenn diese Voraussetzung nicht erfüllt ist, werden auch die Abweichungen falsch, und somit alle daraus zu ziehenden Schlüsse.

Alle hier in Rede stehenden Verhältnisse lassen sich nun in überaus anschaulicher Weise studieren, wenn man, statt der gewöhnlichen rechnerischen Methode der Statistik, die Methode der graphischen Darstellung anwendet; und das ist bei den biologischen Anwendungen der Methode tatsächlich in reichem Maße geschehen. Das Phänomen der „Variation“ — wie man die Gesamtheit der individuellen Abweichungen nennen kann — wird bei diesem Verfahren dargestellt durch eine Kurve, die daher den Namen Variationskurve verdient und erhalten hat. Nach dem vorangeschickten ist es ohne weiteres einleuchtend, daß es zwei Arten solcher Kurven gibt: theoretische und empirische; jene als Ausdruck des reinen Wahrscheinlichkeitsgesetzes, diese als unmittelbare graphische Darstellung der angestellten Zählungen oder Messungen. Die empirischen Kurven können begreiflicherweise sehr verschiedene Formen annehmen, unter Umständen sogar recht verwickelte; und es ist vielleicht, obgleich es nicht eigentlich zu unserm Thema gehört, erlaubt, die wichtigste dieser Kompl-

kationen anzuführen. Während nämlich die theoretische Kurve immer eingipfelig ist, entsprechend dem Umstande, daß unter den vielen individuellen Werten einer der häufigste, der „wahrscheinlichste“ ist, während alle andern desto seltener vorkommen, je weiter sie sich von jenem entfernen, finden sich empirisch nicht selten zweigipfelige Kurven, z. B. in dem Falle der Körperlänge von Rekruten in gewissen Aushebebezirken; und es ist dann zu schließen, daß es sich hier nicht um einen einfachen, sondern um einen zusammengesetzten Fall handelt; deutlicher gesagt: daß die Rekruten zwei verschiedenen Rassen angehören, deren mittlere Körperlänge eben verschieden ist.

Als Begründer der statistisch-graphischen Methode auf dem Gebiete der Biologie ist der Belgier Quetelet anzusehen; er wie sein Nachfolger Galton in England wandten sich hauptsächlich der Anthropologie zu. Später sind dann auch die Verhältnisse der Tier- und Pflanzenwelt in dieser Weise bearbeitet worden, und unter den hier behandelten Problemen stehen an allgemeinem Interesse die der Variation, der Mutation, der Kreuzung und der Züchtung in reinen Linien voran. Es seien hier als besonders verdienstlich Forscher wie Mendel, de Vries, Pearson, Ludwig, Johannsen, Goldschmidt, Correns und Klebs genannt, denen sich viele andere, die vielleicht ebenso verdienten, erwähnt zu werden, anschließen. Es bietet sich hier, wie man leicht einsieht, ein ungeheures Feld für wissenschaftliche Arbeit dar; ein Feld, auf dem die Arbeit zwar einerseits wegen der notwendigen Fülle des zu beschaffenden Materials überaus mühselig und zeitraubend ist, auf dem aber andererseits, wenigstens was die Vorarbeiten angeht, auch gebildete und zuverlässige Laien mitwirken können.

Unter diesen Umständen scheint es mir nicht überflüssig, auf einen Punkt der grundlegenden Theorie hinzuweisen, der jedenfalls prinzipiell von großer Bedeutung ist, aber auch tatsächlich von entscheidendem Einfluß auf die zu ziehenden Schlüsse werden kann; auf einen Punkt, der, soweit ich die Literatur durchsehen konnte, keine Beachtung gefunden hat. Ich erkläre dabei aber ausdrücklich, daß ich begreiflicherweise als Outsider nur eine größere Anzahl von Stichproben machen konnte, und daß mir daher möglicherweise Literaturstellen entgangen sind, in denen das hier Klarzustellende bereits richtig erkannt wurde — möglicher-, nicht wahrscheinlicher Weise; denn auch in die neuesten, mir zugänglichen Arbeiten ist aus jenen etwa versteckten Quellen nichts oder doch nicht das entscheidende übergegangen.

Zunächst ist festzustellen, daß sich alle späteren Autoren auf diesem Gebiete mehr oder weniger streng an die von Quetelet und Galton gelieferte mathematisch-geometrische Grundlage halten; einige verfahren dabei zwar kritisch, ändern aber doch schließlich nichts Wesentliches. Es genügt also, dieses allgemeine Verfahren hier zu besprechen. Nehmen wir, um uns konkreter ausdrücken zu können, ein ganz spezielles Beispiel, etwa die Zahl der Blütenblätter einer Komposite, so wird durch Zählung an einer großen Zahl von Individuen, etwa 1000, ermittelt: wieviel Blüten weisen ein, wieviel zwei, wieviel drei Blätter auf und so fort bis zum Maximum, sagen wir einmal hundert Blättern? Es wird also jeder Zahl von Blütenblättern, p , die Anzahl der Individuen, n , zugeordnet, die jene Zahl p aufweisen; und es wird nun die entsprechende Kurve gezeichnet, mit den p auf der (horizontalen) Abszissenaxe, mit den n auf der (vertikalen) Ordinatenaxe; man erhält so eine Reihe von Punkten, die man zu einer Kurve, der Variationskurve, verbindet. Das ist eine rein empirische Kurve, und darüber ist natürlich gar nichts zu sagen. Dieser Kurve wird nun die theoretische, die Wahrscheinlichkeitskurve gegenübergestellt, und beide werden miteinander verglichen. Als theoretische Kurve wird nun von den Biologen allgemein die sogenannte Binomialkurve genommen, d. h. die Kurve, deren Ordinaten den Koeffizienten der Entwicklung eines zu irgend einer Potenz erhobenen Binoms entsprechen. Also z. B.

$$(a + b)^2 = a^2 + 2ab + b^2, \text{ Koeffizienten: } 1-2-1$$

$$(a + b)^3 = a^3 + 3a^2b + 3ab^2 + b^3, \text{ Koeffizienten: } 1-3-3-1,$$

und so geht das fort, bis man bei einer hohen Potenz eine aus vielen Gliedern bestehende Reihe von Koeffizienten erhält. Diese Reihe ist, wie man schon an den obigen Beispielen erkennt, eine symmetrische Doppeltreppe, zuerst aufsteigend, dann wieder abfallend. Wie die Biologen gerade auf diese Kurve gekommen sind, ist mir nicht ganz klar geworden; ich vermute, daß sie diese Grundlegung, weil sie elementar-mathematisch ist, der wahren vorgezogen haben, die vom Charakter einer Exponentialfunktion mit negativ quadratischem Exponenten

$$y = e^{-x^2}$$

ist, wo e rund 2,72 (Basis der natürlichen Logarithmen) ist. Immerhin macht das nicht viel aus, da sich die Binomialkurve der Exponentialkurve immer mehr nähert, je höher man die Potenz wählt; wenn man z. B. die zehnte Potenz wählt, so erhält man die Koeffizientenreihe

$$1-10-45-120-210-252-210-120-45-10-1,$$

und diese Reihe von Zahlen, als Ordinaten aufgetragen, ergibt bei Ausgleich der Treppenstufen schon mit einiger Annäherung die richtige Wahrscheinlichkeitskurve.

Aber das, wovon hier die Rede sein soll, ist etwas ganz anderes. Die Binomialkurve und die Wahrscheinlichkeitskurve, der sie sich nähert, sie haben eine fundamentale, bereits erwähnte Eigenschaft: sie sind, ob nun treppenförmig oder, wie die Wahrscheinlichkeitskurve, stetig gekrümmt, jedenfalls symmetrisch, die beiden vom Gipfel aus nach links und rechts liegenden Teile sind genau spiegelbildlich gleich; die Fig. 1 gibt von einer solchen symmetrischen Wahrscheinlichkeitskurve eine Vorstellung.

Nun gilt aber diese Kurve — und damit kommen wir auf den springenden Punkt — nur in einem ganz bestimmten Falle; nur in

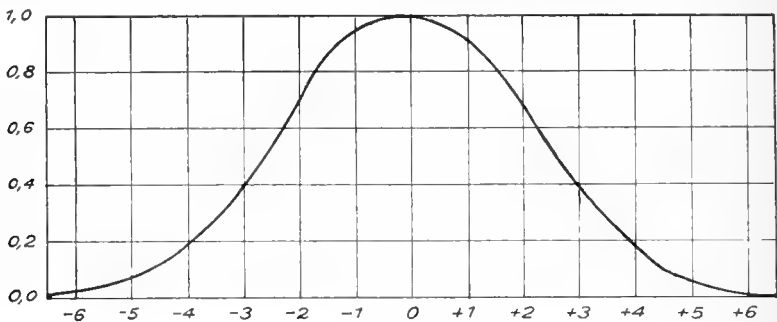


Fig. 1.

diesem, allerdings sehr wichtigen Idealfalle stellt sie wirklich die wahrscheinliche Verteilung einer großen Anzahl von Werten auf die Individuen dar. Und wenn ich nun hinzufüge, daß dieser Fall in der Biometrie im Prinzip niemals und, praktisch genommen, auch nicht einmal immer mit hinreichender Annäherung realisiert ist, so wird man den Sinn dessen, worauf ich aufmerksam machen will, zu begreifen anfangen. Die Kurve gilt nur dann, wenn die möglichen Werte der betreffenden, statistisch zu erfassenden Größe einen Bereich umspannen, der nach beiden Seiten hin im Prinzip unendlich ist, d. h. von minus unendlich bis plus unendlich sich erstreckt; praktisch genommen aber mindestens nach beiden Seiten sehr groß, und zwar wesentlich gleich groß ist. Bei einer solchen Größe ist der Mittelwert der Wert null, und dann ist z. B. der Wert plus 10 ebenso wahrscheinlich wie der Wert minus 10, der Wert plus 100 ebenso wahrscheinlich wie der Wert minus 100, die Kurve ist also symmetrisch.

Praktisch wird es auch nichts ausmachen, wenn der Mittelwert von null abweicht, wenn er z. B. 10 ist; dann wird eben der Wert 20 ebenso wahrscheinlich sein wie der Wert null, und der Wert plus 100 ebenso wahrscheinlich wie der Wert minus 80; immer unter der Voraussetzung, daß beiderseits den möglichen, wenn auch vielleicht äußerst seltenen Individualwerten keinerlei Schranken gesetzt sind.

Noch eine Bemerkung ist über diesen symmetrischen Fall hinzuzufügen. Der wahrscheinlichste Wert einer symmetrisch verteilten Größe ist zugleich ihr Mittelwert; denn durch die Gipfelordinate wird die ganze von der Kurve und der Basis begrenzte Fläche in zwei gleich große Teile geteilt, und das ist bekanntlich das Charakteristikum des Mittelwertes. Die ersten Arbeiter auf dem biometrischen Gebiete haben hier die Unterscheidung zwischen Mittelwert und Durchschnittswert gemacht (*moyenne* und *médiane*, englisch *average*); dabei soll der Durchschnittswert für eine Größe gelten, deren Einzelwerte alle gleich oft vorkommen, ob sie nun extrem seien oder nicht, oder deren Einzelwerte doch ganz regellos verteilt sind. Dieser Fall hat aber, da er sich keinen Gesetzen unterwirft, gar kein Interesse; und dem wirklich interessanten andern Falle wird man eben vollkommen dadurch gerecht, daß man sagt: der Mittelwert ist zugleich der wahrscheinlichste (das ist der bloße Durchschnittswert offenbar nicht). Wenn ich z. B. mit einem Würfel würfele, so ist der Durchschnitt dessen, was ich werfe, $3\frac{1}{2}$, aber deshalb sind nicht etwa die Würfe 3 und 4 die wahrscheinlichsten, alle andern sind genau ebenso wahrscheinlich. Wenn ich dagegen mit zwei Würfeln spiele, so ist der Wurf 7 nicht ein bloßer Durchschnittswert (im Sinne von Quetelet), sondern ein wirklicher Mittelwert; richtiger ausgedrückt in unserm Sinne: er ist zugleich auch der wahrscheinlichste Wert, da er sechsmal vorkommt, wo der Wurf 6 oder 8 nur fünfmal, 5 oder 9 nur viermal, 4 oder 10 nur dreimal, 3 oder 11 nur zweimal und 2 oder 12 gar nur einmal vorkommen. Also nochmals betont: bei der symmetrischen Variationskurve ist der wahrscheinlichste Wert zugleich auch der Mittelwert.

Ganz anders, wenn es sich um eine Größe handelt, die einseitig begrenzt ist oder auf der einen Seite enger begrenzt ist als auf der andern. Der wichtigste, weil ungeheuer häufige, hierher gehörige Fall ist der einer Größe, die ihrer Natur nach positiv ist, also z. B. die Körperlänge eines Menschen, die Zahl der Blumenblätter, die Kinderzahl einer Ehe und hunderterlei anderes. Hier ist für die Variation von vornherein die Bedingung der Asymmetrie gegeben,

indem die Variation nach oben hin unbegrenzt ist (soweit eben nicht innere Gründe eine Beschränkung herbeiführen), nach unten aber eben nur bis zum Nullwert gehen kann; es ist, als ob hier eine undurchdringliche Mauer errichtet wäre, während auf der andern Seite das Grundstück völlig offen steht. Daß in diesem Falle die Bedingungen für eine Asymmetrie gegeben sind, folgt ja schon aus ganz einfachen Erwägungen. Denn wenn eine Größe, die zwischen null und unendlich schwanken kann, am häufigsten den Wert 10 annimmt, so werden die Werte 9 und 11 zwar noch ziemlich gleich wahrscheinlich sein, die Werte 3 und 17 aber durchaus nicht mehr, obgleich sie von 10 beide um 7 abweichen; oder nun gar eine beiderseitige Abweichung um 10! — nach oben führt sie zu dem Werte 20, also zum doppelten des häufigsten Wertes, und das ist meist gar kein sehr unwahrscheinlicher Wert; während man nach unten hin den Wert 0 erhält, der meist überaus unwahrscheinlich, wenn nicht geradezu unmöglich ist. Es ist eben ganz willkürlich, als Verteilungsprinzip um den wahrscheinlichsten Wert herum die absolute Abweichung von ihm zu nehmen; mit weit größerem Rechte könnte man die relative Abweichung nehmen, d. h., mathematisch gesprochen, nicht eine arithmetische, sondern eine geometrische Reihe zugrunde legen, also z. B. wenn jetzt einmal 8 der wahrscheinlichste Wert ist, statt der Reihe

$$0-2-4-6-8-10-12-14-16$$

die Reihe

$$\frac{1}{2}-1-2-4-8-16-32-64-128;$$

im Sinne dieser neuen Reihe wären also z. B. nicht 2 und 14 gleich wahrscheinlich, sondern 2 und 32.

In Wahrheit ist natürlich weder die arithmetische noch die geometrische Reihe ohne weiteres berechtigt, als Grundlage zu dienen; die mathematische Untersuchung muß vielmehr erst zeigen, welches das Gesetz der reinen Wahrscheinlichkeit sei; und sie liefert dafür eine Kurve, die zwar in der speziellen Gestaltung von den Umständen abhängt, ihrem Typ nach aber immer dieselbe ist; und das wesentliche Merkmal des Typs ist seine Asymmetrie. Am berühmtesten ist diese Kurve durch die kinetische Gastheorie geworden, in der sie angibt, wie sich in einem bestimmten Augenblicke alle möglichen Werte der Geschwindigkeit des Schwirrens unter die einzelnen Molekeln verteilen; sie heißt nach ihrem Entdecker (für dieses Gebiet) die Maxwellsche Kurve, und wir wollen sie der Kürze halber auch hier so nennen.

Die Gleichung der Maxwell'schen Kurve ist

$$y = x^2 \cdot e^{-x^2};$$

sie unterscheidet sich von der symmetrischen Kurve (vgl. oben) in mehrfacher Hinsicht. Vorangeschickt sei die Bemerkung, daß man in beiden Gleichungen eigentlich vor die rechte Seite noch einen Faktor c setzen muß; diese Konstante hat aber keine innere Bedeutung, da sie nur den Maßstab der Ordinaten bestimmt, und dieser doch ohnehin willkürlich ist, weil die Abszissengröße (Individualwert) und die Ordinatengröße (Häufigkeit des Vorkommens) ganz verschiedene Begriffe sind, die nichts, also auch nicht irgend einen Maßstab, miteinander gemein haben. Der erste Unterschied zwischen beiden Gleichungen sowie zwischen den beiden sie veranschaulichenden Kurven, Fig. 1 und Fig. 2, ist der, daß jene für positive und negative Werte von x gilt und nur unter Heranziehung beider vollständig wird — die Benutzung nur positiver x -Werte würde nur den rechten Ast der Kurve 1 liefern —; daß dagegen die neue Kurve sich überhaupt nur auf positive x -Werte bezieht und trotzdem schon durch diese vollständig wird, d. h. einen Gipfel und zwei Abhänge erhält. Zweitens aber, was damit zusammenhängt: die Kurve 1 ist symmetrisch (und muß es ja ihrer Entstehung nach durch Spiegelung der rechten Hälfte an der Ordinatenaxe sein), die Kurve 2 dagegen ist unsymmetrisch, und sie muß es nach der Natur der mathematischen Funktion, die sie versinnbildlicht, sein. Wo ihr Gipfel liegt, das ist hier nicht wie dort ohne weiteres klar, es ergibt sich jedenfalls erst aus der Natur der Funktion. Diese ist nämlich das Produkt zweier Faktoren, eines mit wachsendem x zunehmenden und eines mit wachsendem x abnehmenden, und eine solche Funktion hat an einer bestimmten Stelle ihr Maximum (oder Minimum, was aber hier nicht in Frage kommt). In unserm Falle tritt das Maximum ein für $x = 1$, das besagt also, daß der wahrscheinlichste Wert der untersuchten Größe als Einheit gewählt wird; hat er in Wahrheit einen andern Wert und will man alle Werte absolut ausdrücken, so braucht man nur alle Abszissenwerte mit dieser Zahl zu multiplizieren. Was ferner den, dem $x = 1$ entsprechenden Wert von y angeht, also das Maximum der Ordinate, so ist dieses offenbar gleich $1/e$, also rund 0,368; auch hier hat man natürlich die Freiheit, dem behandelten Falle entsprechend, den Ordinatenmaßstab beliebig zu multiplizieren, aber natürlich für alle Ordinaten in gleichem Maße. Zum Zwecke der Vergleichung verschiedener Fälle wird man natürlich gut tun, auf runde Zahlen zu beziehen; also entweder die

Anzahl aller beobachteter Fälle gleich 100 oder gleich 1000 zu setzen, oder aber den häufigsten Fall als 100mal eintretend zu setzen und alle andern Fälle dann entsprechend zu reduzieren.

Wie stark die Asymmetrie der Maxwell'schen Kurve ist, ersieht man noch besonders deutlich mit Hilfe der in die Figur eingezeichneten schwachen Kurve, die den nach rechts gespiegelten linken Ast der Kurve wiederholt; der Abstieg der Maxwell'schen Kurve erfolgt eben viel allmählicher als der Anstieg, und er endet auch nicht plötzlich, wie jener anfängt, sondern er nähert sich nur „asymptotisch“, d. h. erst in der Unendlichkeit, der Basis; in Wahrheit wird man natürlich die Kurve als abgeschlossen ansehen, sobald die Ordinaten so klein geworden sind, daß sie keine Rolle mehr spielen. Zahlenmäßig wird die Asymmetrie der Kurve durch folgende kleine Tabelle erläutert, in der die Ordinatenwerte zusammengestellt sind, die zwei gleich weit von der wahrscheinlichsten abstehenden Abszissen entsprechen:

links	0,9	0,360	0,8	0,335	0,7	0,297	0,6	0,251	0,5	0,195
rechts. . . .	1,1	0,362	1,2	0,340	1,3	0,307	1,4	0,270	1,5	0,235
Differenz . .	—	0,002	—	0,005	—	0,010	—	0,019	—	0,040
Diff. in % .	—	1/2	—	1 1/2	—	3	—	7	—	19

Wenn es also auf ein halbes Prozent mehr oder weniger nicht ankommt, kann man die Kurve noch bis zu ± 10 Prozent Variation als symmetrisch betrachten; kommt es auf ein ganzes Prozent nicht an, sogar bis ± 15 Prozent; bei größerer Variationsbreite aber und besonders für alle exakten Untersuchungen ist immer auf die Asymmetrie zu achten.

Zieht man, wie das in der Fig. 2 geschehen ist, die Ordinate des wahrscheinlichsten Wertes w , so sieht man, daß rechts eine viel größere Fläche liegt als links; aus dem früher bei Gelegenheit der Betrachtung der symmetrischen Kurve gesagten folgt also, daß hier, im Gegensatz zu dort, der wahrscheinlichste Wert nicht auch der Mittelwert ist, daß vielmehr die Mittelwertsordinate weiter nach rechts liegt, der Mittelwert m also größer ist als der wahrscheinlichste w . Bei der Maxwell'schen Kurve ist das Verhältnis ein ganz bestimmtes, der Mittelwert ist hier gleich 1,13, d. h. er ist um den achten Teil oder um 13 Prozent größer als der wahrscheinlichste; man kann dies als den Normalwert der prozentischen Differenz zwischen beiden bezeichnen und den in einem bestimmten, der Natur entnommenen Falle sich ergebenden mit ihm vergleichen;

er soll im folgenden immer mit d bezeichnet werden, so daß man die Beziehung hat:

$$d = 100 \cdot \frac{m - w}{w}.$$

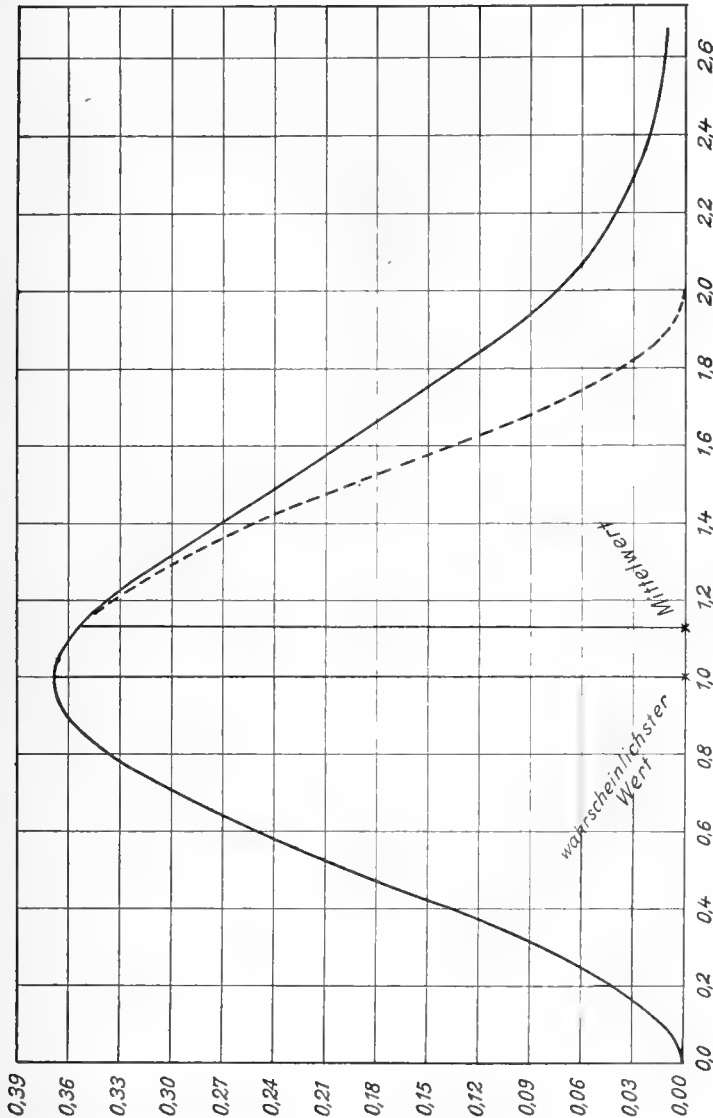


Fig. 2.

In dem Falle der Luftteilchen ist beispielsweise, wenn die Temperatur 0° C. beträgt, der wahrscheinlichste Wert der Geschwindigkeit in Metern für die Sekunde 377, der Mittelwert dagegen 425.

Im Anschlusse an das frühere sei noch bemerkt, daß, wenn man die Basis nicht in arithmetischer, sondern in geometrischer Progression einteilt, man ebensowenig eine symmetrische Kurve erhält; aber sie ist jetzt im entgegengesetzten Sinne asymmetrisch, sie fällt rechts steiler ab, als sie links ansteigt. Die wahre Wahrscheinlichkeitsverteilung liegt also zwischen der arithmetischen und der geometrischen.

Außer dem wahrscheinlichsten Werte und dem Mittelwerte spielen bei der Variationskurve noch zwei Größen eine wichtige Rolle: der wahrscheinliche und der mittlere Fehler; sie sind bezeichnend für die Variationsbreite. Bei der Beinezahl eines Käfers ist die Variationsbreite gleich null, es sind — von ganz vereinzelt Abnormitäten etwa abgesehen — immer sechs Beine vorhanden; dagegen ist die Fruchtezah eines Birnbaums ungeheuer schwankend. Dort ist also der mittlere Fehler null, hier ist er sehr groß. Alles das gilt nun natürlich ebenso für die asymmetrische wie für die symmetrische Kurve; indessen besteht doch ein wesentlicher Unterschied: bei der symmetrischen Kurve gibt es eine Variationsbreite schlechthin, also auch einen mittleren Fehler schlechthin; bei der asymmetrischen Kurve muß man sich vorerst entscheiden, ob man ihn vom wahrscheinlichsten Werte aus rechnen will oder vom Mittelwerte; in jenem Falle wird er verschieden für beide Seiten, und es ergeben sich alsdann weitere Konsequenzen; jedoch sollte dieser Punkt nur erwähnt werden; ein weiteres Eingehen auf ihn würde uns vom Thema zu weit abführen.

Nun sind in der Biometrie fast alle Größen, um die es sich handelt, von dem hier charakterisierten Typus, d. h. ihrem Wesen nach positiv. Daraus folgt, daß ihre theoretische Variationskurve unsymmetrisch ist, und daß man, um den inneren, variationsbildenden Faktoren nachzuforschen, die empirischen Kurven nicht, wie es die Biologen fast durchweg tun, mit der symmetrischen, sondern mit der asymmetrischen Wahrscheinlichkeitskurve, insbesondere mit der Maxwellschen, vergleichen muß. Solche asymmetrische Kurven habe ich nun allerdings in der biometrischen Literatur hin und wieder aufgestellt gefunden, z. B. bei Pearson, Duncker und Ludwig; aber sie werden durch Verallgemeinerung der Binominalkurve gewonnen oder als Anomalien eingeführt und mit besonderen Namen, wie „Parabinomialkurve“ belegt; während sie in Wahrheit gar keine Anomalie darstellen, sondern das fundamentale Gesetz einer zwischen null und unendlich (oder zwischen andern unsymmetrischen Grenzen) schwankenden Größe. Die einzige, mir bekannt gewordene Schrift, in der die asymmetrische Kurve in fundamentaler Weise behandelt wird, ist eine Abhandlung

des holländischen Astronomen Kaptein, die aber trotz ihres mathematisch gründlichen und reichen Inhalts (oder vielleicht gerade deshalb) in biologischen Kreisen unbeachtet geblieben zu sein scheint; übrigens spielt gerade die Maxwellsche Kurve trotz ihrer Bedeutung als „Normalkurve“ auch bei Kaptein keine Rolle oder doch keine entscheidende.

Nun ist es freilich an der Zeit, eine Bemerkung zu machen, die die praktische Bedeutung der angeschnittenen Frage in vielen Fällen herabmindert, an ihrer prinzipiellen Wichtigkeit aber nichts ändert. Nach der oben mitgeteilten Tabelle macht sich die Asymmetrie zu beiden Seiten des Gipfels zunächst nur ganz schwach geltend, sie steigt aber dann immer schneller und nimmt zuletzt gewaltige Dimensionen an. Wenn daher in einem bestimmten Falle die Variationsbreite gering ist, wird man mit ziemlicher Annäherung an die Wahrheit die symmetrische Verteilung zugrunde legen dürfen; und die obige Tabelle gibt einen Anhalt dafür, inwieweit man das tun darf. Man kann die Sache auch noch anders ansehen, und das macht sie vielleicht am anschaulichsten. Da die extremen, überhaupt vorkommenden Werte einer Größe immer sehr selten, also unwahrscheinlich sind, muß die Kurve jedenfalls beiderseits sich an die Basis anschmiegen, gleichviel ob die Variationsbreite groß oder klein ist. Um nun für Fälle geringer Variationsbreite eine angenähert richtige Kurve zu erhalten, kann man zur Basis in geeigneter Höhe eine Parallele, eine „Ersatzbasis“, ziehen, und es gilt dann von der Kurve nur das über diese Ersatzbasis sich erhebende Stück; dieses Stück hat dann eine geringe Variationsbreite und dem entsprechend auch eine nur geringe Asymmetrie. Übrigens kann es auch noch andre Fälle geben, wo die Symmetrie gewahrt bleibt, wenigstens praktisch. So der, freilich in der Natur nicht allzu häufig realisierte Fall einer Größe, die positiv ist, also die Null als untere Grenze hat, andererseits aber auch eine obere Grenze, die sie absolut nicht überschreiten kann; der Größe ist alsdann das Größerwerden ebenso erschwert wie das Kleinerwerden. Hat z. B. ein Verein 20 Mitglieder, und sind die Gründe für und gegen den Besuch einer Vereinsversammlung von gleichem Gewicht, so werden wahrscheinlich und im Mittel 10 Mitglieder anwesend sein, und es werden ebenso oft 5 wie 15 anwesend sein. Oder der eingangs erwähnte Fall zweier Würfel, bei denen beiderseits absolute Grenzen, 2 und 12, gesetzt sind.

Schließlich noch eine Bemerkung über den Charakter der Kurve und die Lage ihres Gipfels. Bei Untersuchungen der hier in Rede

stehenden Art hat man zu unterscheiden zwischen zwei, im Prinzip wenigstens, ganz verschiedenen Objekten der Untersuchung: diskrete Zahlen einerseits und stetig variierende Größen andererseits; dort handelt es sich um abzählen, hier um messen; als Beispiel kann für den einen Fall die Anzahl der Blütenblätter, für den andern ihre Länge dienen. Indessen kommt diese Unterscheidung doch praktisch nicht in Betracht, weil auch bei Messungen sich die Notwendigkeit herausstellt, Klassen zu bilden, also z. B. die Blattlängen einzuteilen in solche von einem cm (mit $\pm \frac{1}{2}$ cm Spielraum), 2 cm usw., so daß es sich auch hier schließlich um diskrete Fälle und um eine Abzählung handelt. Dabei tritt nun eine technische Schwierigkeit auf, die nicht unerwähnt bleiben darf. Die empirische Feststellung ergibt natürlich für eine abzählbare Größe immer einen ganzzahligen Wert als wahrscheinlichsten, z. B. 13 Blütenblätter oder die Blattlänge 7. Zeichnet man nun die Variationskurve, so würde es meist nur mit unverkennbarem Zwange möglich sein, der Kurve an dieser Stelle den Gipfel zu geben und sie doch in natürlicher Stetigkeit verlaufen zu lassen; man wird meist den Gipfel etwas nach links oder rechts rücken müssen, und man hat dafür auch in den Zahlen bereits einen Anhalt, insofern nämlich der nächst kleinere und der nächst größere Wert der untersuchten Größe nicht die gleiche Häufigkeit haben, sondern eine Differenz zugunsten des einen von ihnen besteht. Auf diese Weise gelangt man also zu einem wahrscheinlichsten Wert, der nicht notwendig durch eine ganze Zahl dargestellt wird; durch das in manchen Fällen auf den Laien komisch wirkende dieser Festsetzung darf man sich nicht irritieren lassen. Beim Mittelwert ist ja auch der Laie gewöhnt, gebrochene Zahlen selbst für Dinge, die ihrer Natur nach ganzzahlig sind, nennen zu hören; bei dem wahrscheinlichsten Wert mutet es etwas sonderbarer an, aber es ist durchaus notwendig, wenn anders die Vergleichung beider Werte zu exakten Resultaten führen soll.

Gehen wir nun dazu über, einige biometrische Fälle, sei es aus der vorliegenden Literatur, sei es ihrer besonderen Eignung wegen neu hinzugefügte, von unserem Standpunkte aus zu betrachten.

Ludwig, der sich mit ganz besonderem Eifer Studien dieser Art gewidmet hat, schickt seinen eigentlichen biometrischen Fällen einen Fall voraus, der den Vorzug hat, daß es sich bei ihm eigentlich um etwas ganz Sinnloses handelt, so daß es keinem Zweifel unterliegen kann, daß hier lediglich der Zufall herrscht. Es handelt sich darum, wie oft ein bestimmter Buchstabe in einer Zeile eines Buches

vorkommt. Für das e in der Spalte der Frankfurter Bibelausgabe findet er symmetrische Verteilung. Und das ist nach dem hier Erörterten nicht zu verwundern, da eine Spaltzeile dieser Bibel sehr begrenzte Aufnahmefähigkeit hat und deshalb die obere Grenze (10) sich ebenso stark bemerklich macht wie die untere (0), der wahrscheinliche Wert also mit 5 in der Mitte liegt. Daß das wirklich nur den angeführten Grund hat, habe ich durch zwei entsprechende Zählungen nachgewiesen, die sich auf andere Zeilen (Nietzsche, Taschenausgabe) und andere Buchstaben beziehen, nämlich zuerst auf das a und dann auf das w; um den Spielraum zu erweitern, habe ich dabei nicht Zeilen, sondern Zeilentripel zugrunde gelegt. Beim a ergibt sich folgende Verteilung von 200 Fällen:

0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
0	1	4	16	26	40	37	32	23	12	7	2	0

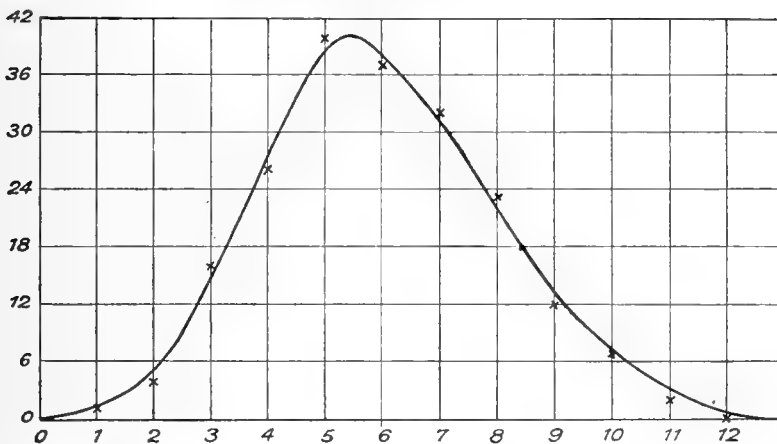


Fig. 3.

und als entsprechende, ausgeglichene Kurve die der Fig. 3. Auch hier findet, wie man sieht, noch annähernde, aber nicht mehr vollständige Symmetrie statt; und infolgedessen sind die Werte von w und m nicht mehr identisch, es ist vielmehr:

$$w = 5,4 \quad m = 6,0 \quad d = 11\%$$

letzteres also gegenüber dem Maxwellschen Normalwert (13%) noch etwas zu klein. Ganz anders, wenn wir den seltenen Buchstaben w nehmen, der sich in einem Zeilentripel sozusagen ausleben kann, d. h. der volle Gelegenheit hat, die ganze Variationsbreite durchzumachen; hier findet sich:

0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
9	57	47	36	25	16	6	2	1	1

aus dieser Tabelle, noch besser aber aus der Fig. 4, ersieht man, wie kolossal schief hier die Kurve ist; und dementsprechend erhält man

$$w = 1,1 \quad m = 2,5 \quad d = 86\%;$$

der Mittelwert ist also hier beinahe doppelt so groß wie der wahrscheinlichste, der Fall stellt ein Extrem dar.

Ein sehr geeignetes Beispiel aus der Anthropometrie ist die Kinderzahl der Familien; und man müßte sich wundern, daß es

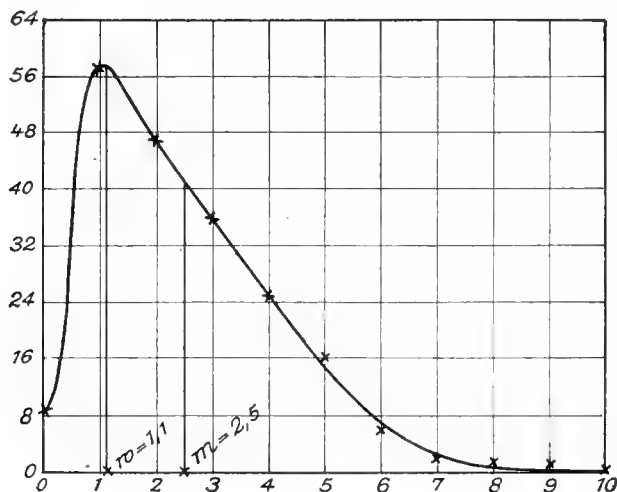


Fig. 4.

niemals zum Gegenstande einer umfassenden Variationsstatistik gemacht worden ist, wenn der Grund nicht sehr nahe läge: der Mangel einer offiziellen Statistik, die ja auch aus leicht ersichtlichen Gründen mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist. Immerhin kann man sich aus begrenzten Lokal- und Berufskreisen leicht genügendes Material verschaffen; das hier benutzte bezieht sich auf die gebildeten Stände, was bekanntlich hinsichtlich der absoluten Höhe der Zahlen wesentliche Unterschiede gegenüber der Volksmasse bedingt, für das Verteilungsgesetz aber und namentlich für unsere Studie über die Asymmetrie nicht merklich in Betracht kommt. In dem von mir berechneten Falle ergab sich auf 1000 Familien die folgende Verteilung (oben die Kinderzahl p , unten die Zahlen der Familien, in denen sie vorkam):

p	0	1	2	3	4	5	6	7	8
n	77	94	169	198	175	112	69	39	30

p	9	10	11	12	13	14	15	16	17
n	16	7	6	4	2	1	0	0	1

hier ergibt sich:

$$w = 3,2 \quad m = 3,6 \quad d = 12\frac{1}{2}\%,$$

also fast genau der Normalzahl entsprechend. Daher ist die entsprechende Kurve der Maxwell'schen sehr ähnlich, wie ein Blick auf die Fig. 5 und 2 erkennen läßt; mit dem einzigen wesentlichen Unter-

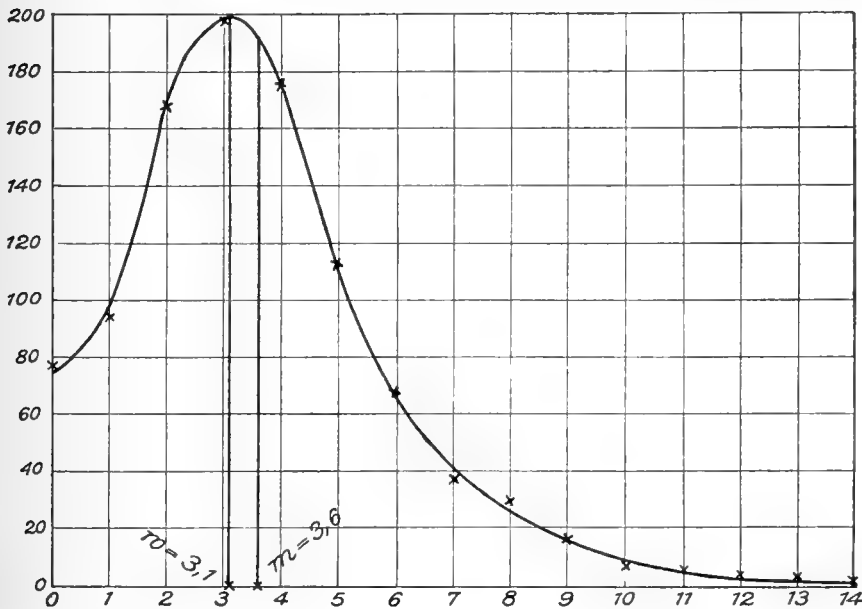


Fig. 5.

schiede, daß sie links nicht im Nullpunkte, sondern in beträchtlicher Höhe beginnt; ein Ausdruck für den Umstand, daß die völlige Kinderlosigkeit ihre besonderen Ursachen hat und demgemäß häufiger vorkommt, als es der Wahrscheinlichkeit entsprechen würde.

Die von Quetelet behandelte Körperlänge ist ein gutes Beispiel für die Zulässigkeit der symmetrischen Kurve, da gegenüber der großen Mittelzahl von 173 cm die Schwankungen zu gering sind, als daß sich der Nullpunkt geltend machen und die Kurve deformieren könnte.

Aus der Botanik sei der von Ludwig behandelte Fall der Fiederpaare am Eschenblatt angeführt, wo überhaupt nur sehr wenige Anzahlen vorkommen, nämlich 2 bis höchstens 7; die Grenzen liegen also sehr nahe beieinander, der Mittelwert ist 5,03 und ebenso groß ist, mit Rücksicht auf die Symmetrie, der wahrscheinlichste Wert, obgleich er sich direkt wegen der gar zu geringen Anhaltspunkte nicht mit einiger Sicherheit angeben läßt.

Dasselbe gilt, um auch ein zoologisches Beispiel anzuführen, von den Schwanzflossen der Butten; die Schwankung beträgt hier beiderseits von dem Mittel (54) nur etwa 7 (Grenzen 47 und 61), also nur etwa 12 bis 15 Prozent; demgemäß wird die Kurve fast genau symmetrisch.

Etwas anders schon verhält es sich mit der Länge von Feuerbohnen, wie sie Johannsen bei seinen schönen Arbeiten über Züchtung in reinen Linien untersucht hat. Hier ergibt sich eine zwar schwach, aber deutlich asymmetrische Kurve, und es finden sich die Werte:

$$w = 23,6 \text{ mm} \quad m = 24,4 \text{ m} \quad d = 3\%$$

die Differenz ist gering, kann aber auch nicht größer erwartet werden, da selbst der kleinste Längenwert, der vorkommt, nämlich 17—18 mm, dem Mittelwerte noch sehr viel näher liegt als dem Nullpunkte. Übrigens spricht Johannsen an einer späteren Stelle seines Buches von den schiefen Kurven, und er nennt instinktiv die stärkere Ausbildung nach rechts positive Schiefheit (die entgegengesetzte negative); er wird sich aber nicht klar darüber oder spricht es doch nicht aus, daß diese positive Schiefheit keine Anomalie, sondern der theoretische Normalfall ist, während dem andern Falle eine theoretische Bedeutung überhaupt nicht zukommt.

Jetzt nehmen wir Fälle aus der Botanik, in denen die Schiefheit größer ist, und zwar so groß, daß sie mehr oder weniger genau der Schiefheit der Maxwell'schen Kurve entspricht. Zwei solche Fälle entnehme ich den Arbeiten von Ludwig, nämlich die Anzahl der Randstrahlen von *Bellis perennis* (Gänseblümchen), wo die Grenzen 12 und 72 sind, die Variation also sehr weit, und zwar links bis in einige Nähe des Nullpunktes geht, und wo sich die Endzahlen

$$w = 34,5 \quad m = 38,5 \quad d = 11\frac{1}{2}\%$$

ergeben; und zweitens die Zahl der Blüten in der Dolde von *Primula farinosa*:

$$w = 10,5 \quad m = 12,4 \quad d = 18\%.$$

Ein drittes Beispiel entlehne ich einer Abhandlung von Tine Tammes (Groningen); es betrifft das von de Vries zu seinen Mutationsversuchen benutzte *Trifolium pratense quinquifolium*, das, wie ja schon der Name andeutet, von Artwegen dreiblättrig ist, durch Züchtung aber fünfblättrig gemacht werden kann, wobei sich dann merkwürdige Beziehungen ergeben. Hier interessiert nur das allgemeine Endresultat:

$$w = 3,1 \quad m = 3,6 \quad d = 16\%.$$

Endlich, um zu zeigen, wie allgemeine Gültigkeit unsere Betrachtungen haben, noch ein Beispiel aus einem ganz andern Gebiete, zu dem ich durch die Arbeit von Kaptein angeregt worden bin. In ihr findet sich ein Fall aus der Psychophysik erörtert, nämlich der Schwellenwert der Druckempfindung auf der Haut; leider ist die Anzahl der Versuche im Verhältnis zur Breite der Variation zu gering, so daß man zweifelhaft sein kann, ob die daraus zu berechnenden Endzahlen allgemeine Bedeutung haben. Ich habe daher die Messungen wiederholt und bei einer genügend großen Anzahl folgendes Resultat bekommen:

$$w = 4,2 \text{ dgr} \quad m = 5,2 \text{ dgr} \quad d = 24\%;$$

hier ist also die Asymmetrie fast doppelt so groß wie bei der Normalkurve, und es ist auch nicht schwer, sich darüber die richtigen Gedanken zu bilden.

Die hier ausgewählten Beispiele sowie viele andre, die ihnen hinzugefügt werden könnten, zeigen erstens, daß die Variationskurve im allgemeinen ausgesprochen asymmetrisch ist, was mit der theoretischen Forderung übereinstimmt; und zweitens, daß der Grad der Asymmetrie zuweilen mit dem der Maxwellschen Kurve übereinstimmt, in andern Fällen wesentlich geringer, in noch andern wesentlich größer ist. Einen Hauptgrund für die geringere, ja gänzlich fehlende Schiefheit haben wir bereits in der einseitig-engen Begrenzung des Variationsbereiches kennen gelernt; einen weiteren Grund hierfür sowie namentlich für die unter Umständen stärkere Schiefheit müssen wir nun noch besprechen, richtiger gesagt: andeuten; denn die Ausführung ins einzelne ist eine viel zu umfassende Aufgabe, und sie müßte viel zu tief in die besonderen Verhältnisse der biologischen Wissenschaften eindringen, als daß sie hier erfolgen könnte.

Wenn im vorstehenden die Maxwellsche Kurve als Normalkurve hingestellt wurde, so soll das keine These von absoluter Bedeutung sein, es war vielmehr eine Maßnahme, um überhaupt einmal eine exakte Vergleichsbasis zu gewinnen. Die Frage, ob die Maxwellsche Kurve „die Normalkurve“ oder aber vielleicht nur „eine Normalkurve“

sei, der noch andre zur Seite gestellt werden könnten, läßt sich nur entscheiden, wenn man dem Wesen dieser Kurve näher tritt und insbesondere untersucht, unter welchen Einflüssen sie zustande gekommen ist. Und da zeigt sich nun folgendes. Die Geschwindigkeit der Gasmolekeln, auf die sich die Kurve ursprünglich bezieht, ist ein sogenannter Vektor, d. h. eine gerichtete Größe; und gerichtete Größen besitzen, wie auch der Nichtmathematiker wissen wird, eine dreifache Mannigfaltigkeit, die man am besten dadurch zum Ausdruck bringt, daß man den Vektor in seine drei rechtwinkligen Komponenten zerlegt, also in die Geschwindigkeitskomponenten parallel zur x-, y- und z-Achse. Man kann das auch so ausdrücken: ein Punkt, der sich fortschreitend bewegt, hat drei Freiheitsgrade, nach rechts-links, nach vorn-hinten, nach oben-unten. Und diese Freiheitsgrade bringen es mit sich, daß, je größer ein Geschwindigkeitswert ist, desto größer auch die Zahl der möglichen Kombinationen wird, durch die er zustande kommt. Einen solchen Fall von kombinierten Freiheitsgraden haben wir ja schon kennen gelernt bei den beiden Würfeln, wo der Wurf 2 nur auf eine einzige Art ($1 + 1$), der Wurf 7 dagegen auf sechs verschiedene Arten ($1 + 6$, $2 + 5$, $3 + 4$, $4 + 3$, $5 + 2$, $6 + 1$) zustande kommen kann; deshalb steigt die Kurve bis hierher an. Wenn sie dann in symmetrischer Weise wieder abfällt, so liegt das an der entsprechenden Begrenztheit des oberen Bereiches, der mit dem Wurf 12 absolut erschöpft ist. Bei den Gasteilchen dagegen ist eine obere Grenze im Prinzip nicht vorhanden, es muß sich daher die Dreizahl der Komponenten im Sinne einer bestimmten Asymmetrie geltend machen. Über den wahren Zusammenhang der Asymmetrie mit der Zahl der Freiheitsgrade kann nur die mathematische Analyse Aufschluß geben; für unsere Zwecke genügt es, zeichnerisch vorzugehen. In der Fig. 6 sind vier Kurven gezeichnet, von denen wir zunächst die Kurve

$$y_2 = x^2 e^{-x^2}$$

als die uns schon bekannte Maxwellsche Kurve wiedererkennen; rechts von ihr liegt die Kurve

$$y_3 = x^3 e^{-x^2},$$

die dem Falle von vier Freiheitsgraden entspricht und, wie man sieht, schwächer asymmetrisch ist, und die Asymmetrie würde immer schwächer werden, wenn man eine immer höhere Potenz von x in der Formel als Faktor vor das Exponentialglied setzen wollte. Umgekehrt befindet sich links von der Maxwellschen Kurve die Kurve

$$y_1 = x e^{-x^2},$$

die also dem Fall zweier Freiheitsgrade entspricht und, wie man sieht, stärker asymmetrisch ist als die Maxwell'sche. Und nun wird man sagen: ja, das stimmt aber doch nicht; denn wenn wir jetzt noch einen Schritt weiter gehen, zur Kurve

$$y_0 = e^{-x^2},$$

also zur Kurve mit einem Freiheitsgrad, so müßten wir doch zur allerschiefsten Kurve gelangen und gelangen doch tatsächlich zur Gewohnheitskurve der Biologen, also zu einer symmetrischen. Die Aufklärung dieses scheinbaren Widerspruchs zeigt zugleich, wie verkehrt es ist, bei der gewöhnlichen Exponentialkurve Quetelets,

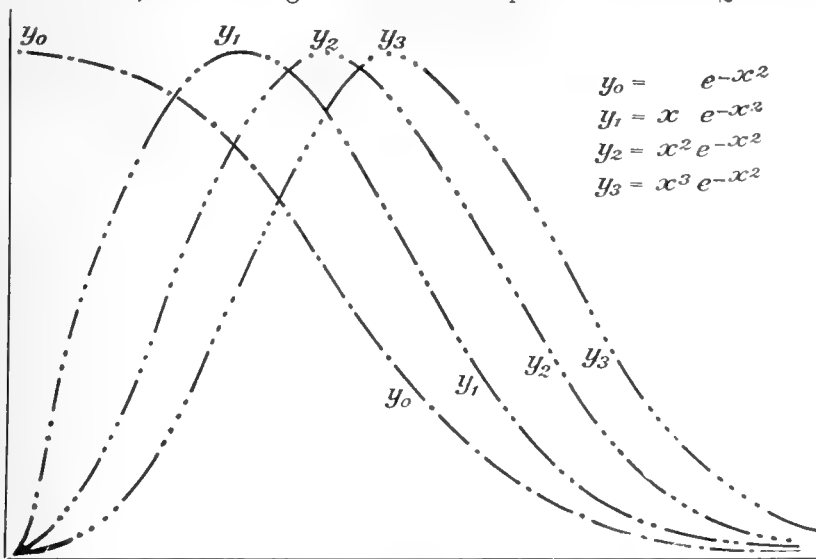


Fig. 6.

Galtons und ihrer Nachfolger von Symmetrie zu sprechen. Diese Kurve ist im Gegenteil, wie unsere jetzige Figur zeigt, die allersymmetrischste, sie fängt nämlich gleich mit dem Gipfel an und fällt erst langsam, dann schneller, zuletzt wieder langsamer ab. Symmetrisch wird sie dadurch, daß man sie nunmehr durch Spiegelung um die Ordinatenachse nach links ergänzt, wodurch sie natürlich zwei gleiche Äste erhält. Das ist aber nur eine künstliche Symmetrie, in Wahrheit ist diese Kurve, wie gesagt, von der stärksten Asymmetrie; und wenn man zu einer wahrhaft symmetrischen Kurve gelangen will, muß man im Gegenteil in unserer Reihe von Formeln möglichst weit hinauf bis zu einer Kurve von der Form

$$y_s = x^s e^{-x^2}$$

hinaufsteigen, wo s möglichst groß zu wählen ist. Übrigens sei der Vollständigkeit halber bemerkt, daß die vier Kurven der Fig. 6 zunächst verschiedene Gipfelhöhen hatten und erst auf gleiche Gipfelhöhe reduziert werden mußten, was in den Formeln durch vorgesetzte Konstanten zum Ausdruck kommen mußte.

Daß in der Biologie immer solche Faktoren oder Komponenten oder Freiheitsgrade tätig sind, die in ihrer Zusammenwirkung die Gestaltung, Dimensionierung und Teilbildung bestimmen, wird niemand bezweifeln; es müssen also je nach den Umständen Kurven von verschiedenem Grade der Asymmetrie auftreten. Davon wird dann weiter auch ihre Kombination in verwickelten Fällen abhängen, wie es denn z. B. einleuchtend ist, daß die Ableitung einer zweigipfeligen Kurve (s. o.) aus zwei eingipfeligen sehr verschieden ausfallen wird, wenn die letzteren asymmetrisch als wenn sie symmetrisch sind, besonders auch mit Rücksicht auf den Umstand, daß es in diesem Falle besonders auf die Übereinanderlagerung der inneren Abhänge der beiden Kurven ankommt, dieser innere Abhang aber bei der einen Kurve der steil ansteigende, bei der andern der sanfter abfallende ist.

Inwieweit es möglich sein wird, in einzelnen biometrischen Problemen die Zahl der Faktoren oder Freiheitsgrade zu bestimmen, und ob man dann auf Grund dessen zu eindeutigen Ergebnissen wird gelangen können, vermag ich als Außenstehender nicht zu beurteilen. Aber auch ohne derartige Untersuchungen gibt eben die Variationskurve bei näherer Prüfung und bei Vergleichsbezug auf die richtige theoretische Kurve einen Anhalt für den besonderen Charakter des Problems, für die Enge oder Weite seines Variationsbereichs und für die Einfachheit oder Komplikation der in dem Phänomen zusammenwirkenden Faktoren.

- Jena, Johanni 1913.

Artbildung bei der Copepodengattung *Limnocalanus* durch akkumulative Fernwirkung einer Milieuveränderung.

Von Dr. Sven Ekman (Jönköping, Schweden).

(Eingegangen: 20. Juli 1913.)

Übersicht des Inhalts.

	Seite
Einleitung. Resumé einer anderorts erscheinenden Untersuchung über die Variation der Kopfform bei <i>Limnocalanus grimaldii</i> und <i>L. macrurus</i>	40
A. Die Natur der Umbildungen der Kopfform und ihre Entstehungsweise . . .	42
a) Die Umbildungen sind erblich fixiert	42
b) Selektion oder nicht	44
Von der Nützlichkeit der Umbildungen wissen wir nichts, S. 44. Allgemeiner Selektionswert der physiologischen Eigenschaften, S. 44. Keine Selektion unter Genotypen, die schon im Meere vorlagen, S. 46. Auch keine unter Genotypen, die im Süßwasser unabhängig von der Milieuveränderung entstanden, S. 49.	
c) Akkumulative Fernwirkung einer Milieuveränderung	50
Erbliche Umbildungen wegen Milieuveränderung auch früher nachgewiesen, S. 50. Akkumulation, S. 51. Fernwirkende Akkumulation, S. 51. Stellung derselben zur Selektionsfrage, S. 52. Die Wirkung wahrscheinlich osmotischer Natur, S. 53. Die Berechtigung der Theorie der Fernwirkung, S. 53. Zuchtversuche von Standfuss, S. 54; von Woltereck, S. 55; von Kammerer, S. 55. Baur's Kritik dieser Versuche, S. 58. Gegenkritik derselben, S. 59. Ursache und Wesen der Akkumulation, S. 61. Bemerkungen über Weismann's Hypothese der „spontanen“ Germinalselektion, S. 62, und der „induzierten“, S. 64.	
d) Kontinuierliche erbliche Umbildung. Allgemeine Bemerkungen über Mutation	65
Der Rückschritt der Mutationstheorie, S. 65. Der Name Mutation soll nur für die Mutationen im Sinne de Vries' gebraucht werden, S. 68. Johannsen's Lehre von der Diskontinuität aller erblichen Umbildungen, S. 71. Johannsen tritt nur scheinbar in Opposition zu Weismann, S. 71. Quantitativ-modale und temporale Seite der Diskontinuität, S. 72. Kontinuität und Diskontinuität bei den Metazoen unmöglich auseinanderzuhalten, S. 72. Die Umbildung bei <i>Limnocalanus</i> kontinuierlich, S. 74. Andere Untersuchungen über Kontinuität, S. 75. Kritik der von Johannsen hervorgebrachten „Beweise“ genotypischer Festigkeit, S. 76. Provisorische Einteilung der milieubedingten erblichen Umbildungen, S. 78. Zusammenfassung, S. 79.	

	Seite
e) Weiteres über die Natur der Umbildungen	80
Die geringe Körpergröße eine Hemmungserscheinung, S. 80. Die Kopfumbildung keine Hemmungserscheinung, sondern eine völlig neue Eigenschaft, S. 81. Bedeutung dieses Befundes für die Hauptfrage, S. 82. Stellung der <i>Limnocalanus</i> -Umbildungen zu den Kulturversuchen anderer Forscher, S. 82. Ihre Stellung zur Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften, S. 84. Stellung der Akkumulation zur Selektionstheorie: Umbildung bis zur Vernichtung, S. 84; bis zum Selektionswert in anderer Richtung, S. 85.	
B. Allgemein evolutionstheoretische Folgerungen	86
Primäre und sekundäre Faktoren der phyletischen Entwicklung, S. 86. Unsere Kenntnis von der Natur der Erbllichkeit, S. 87. Änderungen der somatischen Reaktionsnorm, S. 87. Somatische Akkumulation, S. 89. Übereinstimmungen zwischen Soma und Keimplasma betreffs der Änderung der Reaktionsnorm, S. 89. Ursachen dieser Änderung beim Soma, S. 90; beim Keimplasma, S. 91. Somatisch-keimplasmatische Akkumulation bei den Einzelligen, S. 92. Die phyletische Entwicklung eine Folge teils der Reizbarkeit, teils der äußeren Naturkräfte, S. 93. Genotypische Verschiebbarkeit liegt somit im Wesen des Lebendigen, S. 95. Alle primären erblichen Umbildungen sind milieubedingt, S. 95. Neubildung von Erbeinheiten und Umbildung alter Erbeinheiten, S. 95. Nächste Probleme der Evolutionsforschung, S. 96.	
C. Folgerungen für die Systematik und Tiergeographie	97
Die Grenze zwischen <i>L. macrurus</i> und <i>L. grimaldii</i> ganz willkürlich, S. 98. Die Salzwassergruppe jedoch andersartig situiert als die Süßwassergruppe, S. 98. <i>L. macrurus</i> ist polyphyletisch, S. 99. Unmöglichkeit für die Systematik, in solchen Fällen den Verwandtschaftsbeziehungen gerecht zu werden, S. 100. Gefahr eines tiergeographischen Schlußfehlers, S. 100.	
Zusammenfassung	100
Literaturverzeichnis	103

Einleitung.

In der „Internationalen Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie“ erscheint etwa gleichzeitig mit der hier folgenden Abhandlung eine Untersuchung über die Variation der Kopfform bei der Copepodengattung *Limnocalanus*¹⁾. In dieser Untersuchung mußte die Darstellung der Variation selbst mit allgemein hydrobiologischen Fragen innig verknüpft werden, weshalb sie auch der genannten Fachzeitschrift überliefert wurde. Die Resultate laden indessen zu Betrachtungen mehr allgemein abstammungs- und vererbungstheoretischer Natur ein, die unten vorgelegt werden sollen. Dabei muß ich

¹⁾ Sven Ekman: Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. 2. Die Variation der Kopfform bei *Limnocalanus grimaldii* (de Guerne) und *Limnocalanus macrurus* G. O. Sars. — Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. 6, 1913.

meine Darstellung auf den detaillierten Erörterungen der genannten Abhandlung gründen, muß somit den Leser an dieselben verweisen. Hier mögen sie aber zunächst in knapper Form rekapituliert werden.

Resumé der Untersuchung über die Variation bei *Limnocalanus*.

1. Von den in den europäischen Gewässern lebenden beiden *Limnocalanus*-Arten ist die eine, *L. macrurus* G. O. Sars, ein Herkömmling der anderen, *L. grimaldii* (de Guerne). Die letztgenannte lebte während der spätglazialen Zeit im skandinavischen Eismeer und lebt noch im Ostseebecken. Wegen der seit der Eiszeit bis heute fortgehenden Landhebung wurden Meerbusen allmählich in Reliktenseen umgebildet und die in ihnen lebenden *Limnocalanus*-Populationen wurden Relikte im strengsten Sinne des Wortes. In fortwährender Isolierung sowohl gegenüber der Stammform im Meere als der übrigen Reliktenpopulationen ist jede einzelne Population in eine mehr oder weniger typische *Macrurus*-Form verwandelt.

2. Die beiden Arten unterscheiden sich hauptsächlich durch die Form des Kopfes. Beim extremen *L. grimaldii* (Fig. 1) ist die Dorsalkontur des Vorderkopfes sehr wenig gewölbt, sie ragt an keinem Punkt so hoch wie die Fortsetzung der Dorsalkontur des Hinterteils des Cephalothorax hinauf (die Höhenlage des Scheitels ist negativ), und bald oberhalb der Schnauzenspitze bildet sie einen sehr deutlichen Winkel. Beim extremen *L. macrurus* (Fig. 5) ist die Dorsalkontur des Vorderkopfes sehr stark gewölbt, fast halbkreisförmig, ihr höchster Punkt liegt höher als die Dorsalkontur des Hinterteils des Cephalothorax (die Höhenlage des Scheitels ist positiv), dieser höchste Punkt ist durch eine deutliche Einsenkung vom Hinterteil des Cephalothorax getrennt, und ein Schnauzenwinkel ist nicht vorhanden.

3. Bei geringerem Salzgehalt, z. B. in den nördlichen Teilen des Ostseebeckens, bekommt *L. grimaldii* eine Kopfform, die sich derjenigen des *L. macrurus* etwas nähert (Fig. 2). Sehr groß sind die Unterschiede zwischen den verschiedenen Süßwasserpolygonen; und zwar ist hierbei individuelle und temporale Variation ausgeschlossen. Bei Untersuchung eines hinreichend großen Materials bekommt man eine fast lückenlose Übergangsreihe vom extremen *L. grimaldii* bis zum extremen *L. macrurus* (vgl. Fig. 3—5).

4. Die verschiedenen Lokalformen sind nicht infolge Verschiedenheiten in Nahrung, Temperatur u. dgl. entstanden, auch nicht durch

die Wirkung des Salz mangels oder der Isolierung an und für sich; sondern die Umbildung ist um so stärker geworden, je länger das Süßwasserleben gedauert hat. Je früher der betreffende See mit seiner *Limnocalanus*-Population vom Meere abgesperrt wurde, um so weiter ist die Umbildung vorgeschritten; in den ältesten Reliktenseen, z. B. Siljan und Mjösen, lebt der extreme *L. macrurus*, im sehr jungen Pescanojensee auf der Insel Kolgujev im nördlichen Eismeer aber noch der extreme *L. grimaldii*.

5. Dank der geologischen Forschungen der letzten Jahre kann die Ausbildungszeit des extremen *L. macrurus* zu gegen 6000 Jahre gesetzt werden. Da jedes Jahr nur eine Generation hervorgebracht wird, bedeutet dies ebenso viele Generationen.

Gehen wir dann zu dem Versuch über, die Bedeutung der Variation bei *Limnocalanus* in abstammungs- und vererbungstheoretischer Hinsicht klarzulegen.

A. Die Natur der Umbildungen der Kopfform bei *Limnocalanus grimaldii* und *L. macrurus* und ihre Entstehungsweise.

a) Die Umbildungen sind erblich fixiert.

Wenn wir den Versuch machen wollen, das Wesen der soeben genannten Umbildungen etwas zu enthüllen, so begegnen wir zunächst der zu beantwortenden Frage: sind diese Umbildungen erblich fixiert oder nicht; sind es verschiedene Eigenschaften, welche verursachen, daß die verschiedenen Varianten einander unähnlich sind, oder ist es eine und dieselbe Eigenschaft, welche gegen die Lebensbedingungen der Gewässer so reagiert, daß in einem See eine Kopfform, in dem anderen eine andere entsteht? Die Beantwortung dieser Frage kann nach dem zuvor Gesagten keine schwierige sein. Wenn der in meiner genannten hydrobiologischen Abhandlung versuchte Nachweis gelungen ist, daß es hauptsächlich ein einziger Faktor ist, dem die *Limnocalanus*-Populationen ihre Kopfform verdanken, nämlich der fehlende Salzgehalt, und daß ferner die Kopfform in den verschiedenen, betreffs des Salzgehalts völlig ähnlichen süßen Gewässern je nach der Zeitdauer des Süßwasserlebens wechselt, so ergibt sich die Antwort von selbst. Wäre es nur um die Reaktionsweise einer und derselben Eigenschaft die Rede, so könnte die Zeitdauer des Süßwasserlebens nichts bedeuten, sondern die Reaktion müßte natürlich ihrer Ursache sogleich nachfolgen, oder wenigstens müßte sie bei derjenigen Generation erscheinen,

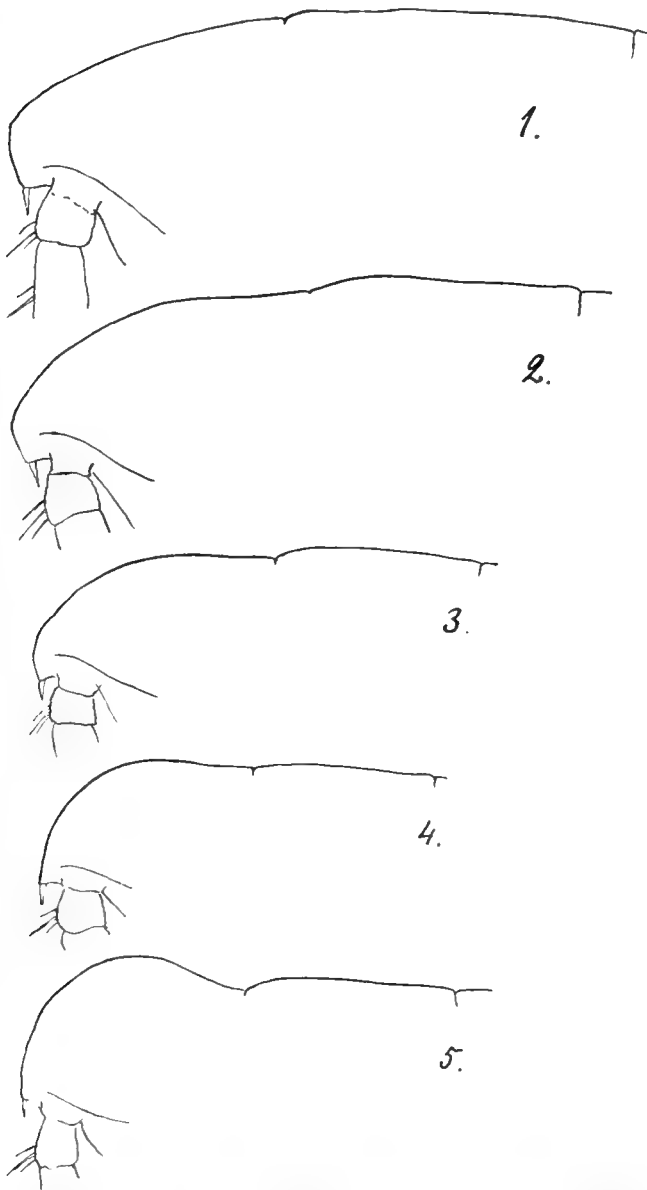


Fig. 1—5. Dorsalkonturen des Cephalothorax von *Limnocalanus grimaldii* und *L. macrurus*. Fig. 1: extremer *L. grimaldii* aus der Mündung des Janaflusses in Nordostsibirien. Fig. 2: infolge des geringen Salzgehalts modifizierter *L. grimaldii* des Finnischen Meerbusens. Fig. 3: Zwischenform zwischen den beiden Arten aus dem See Mälaren. Fig. 4: *L. macrurus* aus dem Vänern. Fig. 5: extremer *L. macrurus* aus dem See Siljan. — Alle Figuren 90×1 .

deren Muttergeneration dem wirkenden Faktor ausgesetzt wurde. Wenn wir nun aber gesehen haben, daß die Veränderungen der Kopfform gesteigert worden sind noch lange nachdem die Aussüßung des Wassers stattfand, und daß infolgedessen trotz der ähnlichen Wasserbeschaffenheit die Populationen jedoch einander sehr unähnlich sein können, daß somit die Reaktionsnorm verschiedenartig ist, so ist nur ein Schluß zulässig: Die Umbildungen sind erblich fixiert, oder, um uns der Terminologie Johannsen's zu benutzen, die Typen der verschiedenen Populationen sind nicht nur Phänotypen, sie sind Genotypen.

Die nächste Frage muß nun lauten: Wie kommt es, daß wir in den verschiedenen Seen verschiedene Genotypen haben? oder, wie wir nach den vorhergehenden Auseinandersetzungen die Frage etwas schärfer formulieren können: Wie kann die kürzere oder längere Dauer des Süßwasserlebens imstande gewesen sein, den einen oder den anderen Genotypus zur Herrschaft zu bringen? Nur drei Möglichkeiten sind denkbar: entweder Selektion oder eine mehrere Generationen hindurch fortgesetzte direkte Einwirkung der Lebenslage, oder endlich beide genannte Möglichkeiten in Vereinigung.

b) Selektion oder nicht?

Eine Grundbedingung dafür, daß die Selektion überhaupt etwas bedeutet haben kann, ist natürlich die, daß die Merkmale der zur Herrschaft beförderten Genotypen nützlicher sind als diejenigen der übrigen. Diese Merkmale äußern sich morphologisch, wie wir gefunden haben, hauptsächlich in einem mehr gewölbten Vorderkopf. Wie kann nun ein solches Merkmal einem Süßwassertier nützlicher sein als einem Salzwassertier? Das ist zwar nicht einzusehen. Aber es ist möglich, daß ein Vorteil in dieser Kopfform stecken kann, ohne daß wir ihn verstehen oder nachweisen können. Und es liegt übrigens eine andere Möglichkeit vor. Wenn auch die Kopfform gar keine Bedeutung für die Selektion hat, so kann doch der betreffende Genotypus sehr wohl eine selektionsentscheidende Eigenschaft besitzen. Denn es ist sehr möglich, daß die Umbildungen der Kopfform nur eine Begleiterscheinung physiologischer Veränderungen ist, welche sich zwar dem direkten Nachweis entziehen, aber für das Weiterleben ihrer Träger von ganz entscheidender Natur ist.

Möglichkeiten dieser Art scheinen mir bei entwicklungsgeschichtlichen Erörterungen oft ganz zu wenig beachtet worden zu sein.

Man hört oder sieht oft, besonders seitens der Lamarckianer und der Anhänger der Mutationstheorie, denjenigen Einwand gegen die Selektion als Entwicklungsfaktor im Sinne der Darwinschen oder Weismannschen Schule, daß die Unterschiede zwischen denjenigen Typen, unter denen nach den letztgenannten Anschauungen die Selektion ihre Auswahl machen soll, so geringfügig sind, daß sie keinen Selektionswert haben können, und zwar gedenkt man da der morphologischen Unterschiede. In einigen Fällen, z. B. wenn es sich um Farben handelt, kann ein solcher Einwand gewiß richtig sein. Aber in vielen Fällen ganz sicher nicht. Denn was ist primär und was sekundär? Nach dem, was wir von den Erscheinungen der lebenden Natur wissen, sind wir berechtigt zu behaupten, daß die Körperform ein Komplex von Reaktionserscheinungen ist, welche durch physiologische Geschehnisse veranlaßt worden sind. Das Morphologische ist immer eine Begleiterscheinung des Physiologischen, letzteres somit das Primäre. Und vor allem: welche haben den größten Selektionswert, die morphologischen oder die physiologischen Eigenschaften? Gewiß in vielen Fällen die letztgenannten. Es wäre sehr möglich und dürfte wohl auch oft tatsächlich vorkommen, daß eine physiologische, für das Weiterleben ihres Trägers oder seiner Nachkommen äußerst wichtige oder verhängnisvolle Neuigkeit entsteht, ohne daß sie sich durch Umbildungen in der Körperform kund gibt. Was wir am leichtesten sehen, ist die Körperform. Aber es wäre kurzsichtig, von derselben immer die größte entwicklungsgeschichtliche Bedeutung zu erwarten. Die viel schwieriger sichtbaren physiologischen Eigenschaften, seien sie von morphologischen Äußerungen begleitet oder nicht, sind ihrer Natur nach oft von weit mehr ausschlaggebender Bedeutung.

Wenn wir somit vom Selektionswert der verschiedenen Süßwasser-genotypen von *Limnocalanus* nichts wissen können, so werden wir doch aus anderen Gründen die Selektion als alleinwirkender Faktor nicht annehmbar finden.

Zunächst indessen einige Worte über den soeben gebrauchten Ausdruck „die Selektion als alleinwirkender Faktor“. Es ist ohne weiteres klar, daß die Selektion wirkungsfähig werden kann, nur wenn ein verschiedenartiges Material ihr zur Verfügung steht. Denn die Selektion schafft natürlich nichts Neues¹⁾, sie rottet unter den vorhandenen Personen die minderwertigen aus und befördert somit die besseren

¹⁾ Es wird hier von der Germinalselektion Weismanns, die eigentlich keine Selektion ist (vgl. unten), abgesehen und nur der Personalselektion gedacht.

zur alleinigen Herrschaft¹⁾. In dem hier vorliegenden Fall müssen also der Selektion, wenn sie überhaupt etwas bewirkt haben kann, entweder gleich vom Anfang an mehrere Genotypen zur Auswahl vorgelegt haben, oder sie müssen mit der Zeit in irgend einer Weise geschaffen worden sein.

Untersuchen wir zunächst die erstgenannte Möglichkeit. Bei ihr wären also die verschiedenen Genotypen schon im Meere gebildet, und die Selektion wäre, vom Anfang des Süßwasserlebens an gerechnet, der einzig wirkende Faktor. *L. grimaldii* wäre somit keine homogene Art, sondern ein Komplex von mehreren Elementararten oder, um Johannsens Ausdrücke fortwährend zu benutzen, nicht ein einziger Genotypus, sondern ein aus mehreren Genotypen zusammengesetzter Phänotypus. Dies hinsichtlich der Kopfform; wie die Art sich in anderen Hinsichten verhält, interessiert uns nicht. Es leuchtet ein, daß unter dieser Voraussetzung alle diejenigen Genotypen, die uns in den Populationen der verschiedenen Binnengewässer entgegentreten, in der marinen *grimaldii*-Form vorhanden gewesen sein müssen, denn alle müssen ja aus ihr reingezüchtet worden sein. Zwecks der leichteren Vergegenwärtigung des selektorisches Vorgangs mögen wir uns aber die Sache etwas vereinfachen. Nehmen wir einstweilen an, es gebe nur vier Genotypen: 1. der extreme *Grimaldii*, z. B. des Eismeer; 2. ein nur wenig umgebildeter Süßwassertypus, z. B. derjenige des Mälaren; 3. ein mittelmäßig umgebildeter Süßwassertypus, z. B. derjenige des Vänern und 4. der am stärksten umgebildete, z. B. derjenige von Siljan. Nennen wir diese Genotypen **A**, **B**, **C** und **D** (vgl. Fig. 1—5, S. 43). Es mag hier sogleich daran erinnert werden, daß der Mälaren ein sehr junger Reliktensee ist, der Vänern ein bedeutend älterer, der See Siljan aber der älteste (vgl. Ekman 1913b).

Wenn nun das Endresultat der Selektion ist, daß **A**, **B** und **C** ausgerottet worden sind und nur **D** zurückbleibt, wie es tatsächlich der Zustand in den ältesten Reliktenseen ist, so muß natürlich **D** die

¹⁾ Ich stimme in dieser Frage Johannsen völlig bei, dessen Auslegungen über die Wirkungsweise der Selektion mir ganz einwandfrei scheinen (1909, z. B. S. 161): „Wir kommen so zu der Auffassung, daß die Selektion nicht imstande ist, genotypische Unterschiede hervorzurufen. Wo durch Selektion Änderungen der Phänotypen hervorgebracht sind, ist dieses wohl nur Ausdruck einer mehr oder weniger durchgeführten Sortierung verschiedener Elemente eines genotypisch nicht einheitlichen Materials!“ Allein Johannsen steht in dieser Hinsicht durchaus nicht im Widerspruch gegen die alte Auffassung, wie er es selbst zu glauben scheint. Seine soeben zitierten Worte sind nur eine andere Formulierung der Auffassung Weismanns (1892, z. B. S. 328).

für das Süßwasserleben geeignetsten Eigenschaften besitzen. Aber warum bekommt man denn z. B. im Mälaren nur **B** zum Vorschein und keinen **D**? Wenn auch ein Überwiegen von **B** vielleicht dadurch zu erklären sei, daß dieser Genotypus in der ursprünglichen Population des Meeres zahlreicher vorhanden war als **D**, so könnte man doch erwarten, daß die Selektion wenigstens das erzielt hätte, daß **D** jetzt so zahlreich sei, daß man ihn entdecken könne, wenn man eine große Zahl von Tieren durchmusterte. Denn die Selektion muß ja den Typus **D** mehr befördern als **B**, und sie hat während vieler Hunderte von Generationen gewirkt. Ich habe deshalb eine große Zahl von Tieren aus dem Mälaren (Ekoln und anderen Abteilungen des Sees) durchmustert, etwa 400 Stück, aber kein einziges Exemplar gesehen, das einem anderen Typus als **B** gehöre. Wenn es auch vielleicht etwas verfrüht wäre, infolgedessen die Behauptung als sicher erwiesen anzusehen, es käme in diesem See kein anderer Typus vor, so muß doch zugestanden werden, daß die Tatsachen äußerst wenig zugunsten der Selektionshypothese sprechen.

Diskutieren wir denn den Typus **C** im Vänern, insbesondere die Weise wie er zur Alleinherrschaft gekommen ist. Vorausgesetzt, daß die Selektion allein dies Verhalten herbeigeführt hat, muß angenommen werden, daß auch dieser Typus im Meere lebte. Da nun der Typus **D** nach der Selektionshypothese als der für süßes Wasser am geeignetsten angesehen werden muß, kann die Alleinherrschaft des Typus **C** nur so erzielt worden sein, daß **D** trotz der Tätigkeit der Selektion noch nicht — praktisch genommen — zum Vorschein befördert ist, und doch ist die Selektion während Tausenden von Generationen wirksam gewesen, nach der früher (Ekman 1913 b) ausgeführten Schätzung etwa 2900 Generationen. Dazu müssen natürlich **A** und **B** durch die selektorische Tätigkeit ausgemerzt worden sein. Ich habe über 100 Exemplare der Vänern-Population untersucht und dabei nur den Typus **C** gefunden.

Im See Siljan dagegen fand ich unter 350 untersuchten Tieren nur **D**-Exemplare. Hier hätte somit — nach etwa 5800 Generationen — die Selektion diesen Genotypus zur Alleinherrschaft hervorgeführt, während man im Mälaren und Vänern keine Spur von demselben entdecken kann.

Also: Von der Typenreihe **A-B-C-D** seien alle Glieder ursprünglich der Selektion dargeboten gewesen, und **D** sei die für das Süßwasserleben geeignetste. Nach mehreren Hunderten von Generationen ist **B** zur Alleinherrschaft gekommen, aber von **C** und **D** sieht man nichts.

Nach etwa 2900 Generationen ist **C** allein da, aber von dem am vorteilhaftesten ausgerüsteten **D** keine Spur; **B** ist ganz ausgerottet worden. Endlich ist nach etwa 5800 Generationen nicht nur **B**, sondern auch **C** vollständig verschwunden und **D** nicht nur zum Vorschein, sondern sogar zur Alleinherrschaft gebracht. Ein Typus somit, z. B. **C**, der nach Tausenden von Generationen mit Hilfe der Selektion im Kampf ums Dasein das Kampffeld einsam behalten hat, wäre nach etwa doppelt so vielen Generationen¹⁾ gänzlich ausgerottet, und zwar im Kampf mit denselben Gegnern und unter im übrigen denselben Verhältnissen. Und der am besten ausgerüstete der Rivalen, der nach etwa 5800 Generationen einzig übrig geblieben ist, sei nach etwa halb so vielen Generationen nicht einmal so zahlreich geworden, daß man ihn entdecken könne, sondern ein weniger gut ausgerüsteter sei alleinherrschend geworden, und zwar unter fortwährend denselben Bedingungen im übrigen. Dies wäre als eine wahrhaft äußerst launenhafte Wirkungsweise der Selektion zu betrachten.

Nun leben aber diese Typen auch in anderen Seen als den genannten, und in der Natur sind nicht nur diese 4 Typen vorhanden, sondern eine größere Zahl. Man wäre somit gezwungen anzunehmen, daß diese an und für sich äußerst unwahrscheinliche Selektionswirkung nicht nur, wie in der soeben versuchsweise gemachten Annahme, zweimal — beim Übergang zwischen **B** und **C** und zwischen **C** und **D** in den genannten Seen —, sondern vielmals stattgefunden habe.

Man wird nach dem Gesagten zugeben müssen, daß die Selektion nicht der einzige Faktor gewesen sein kann, der nach dem Übergang zum Süßwasserleben den jetzigen Zustand herbeigeführt hat.

Es wäre aber denkbar, daß die Selektion in einem anderen Faktor einen Bundesgenossen hätte bekommen können. Die größte Schwierigkeit der soeben als unbefriedigend erkannten Annahme lag offenbar darin, daß nach ihr alle jetzt im Süßwasser vorkommenden Genotypen schon im Meere gelebt hätten und dennoch die besten von ihnen in so vielen Seen nicht zur Herrschaft gelangt wären. Aber vielleicht war die *grimaldii*-Form des Meeres in bezug auf die Kopfform genotypisch einheitlich und die jetzigen Süßwasserrassen entstanden erst später durch genotypische Umbildungen der Art. Wir sind damit zur zweiten der oben besprochenen Fälle hinübergekommen. In ihr stecken zwei Möglichkeiten, die bei den folgenden Erörterungen auseinander-

¹⁾ Im See Mjösen ist die Generationszahl etwas kleiner, im See Siljan etwas größer als die doppelte vom Vänern.

zuhalten sind. Entweder wurden die neuen Genotypen ganz zufällig, ohne Kausalzusammenhang mit dem Übergang zum Süßwasserleben, gebildet, oder auch gab diese Milieuveränderung mehr oder weniger direkt den Anstoß zu ihrem Auftreten. Wir wollen zuerst den Fall der von der Milieuveränderung unabhängigen Genotypenbildung besprechen und dabei wieder mit den 4 Typen **A**, **B**, **C** und **D** operieren.

Daß im Mälaren nur **B** vorkommt, würde demgemäß seinen Grund darin haben, daß **A** wegen seiner für das Süßwasserleben weniger vorteilhaften Eigenschaften ausgemerzt worden, **C** und **D** noch nicht entstanden seien. **B** könnte entweder schon im Meere vorhanden gewesen, aber dort wegen seiner für ein Salzwassertier ungeeigneten Eigenschaften in Minorität geraten sein, oder dieser Typus wäre vielleicht erst nach dem Reliktenwerden neu gebildet. Der Zustand im Vänern wäre dadurch erreicht, daß ein neuer Typus **C** aufgetreten und zur Herrschaft gelangt sei, **A** und **B** dagegen ausgerottet, aber noch sei der Typus **D** nicht entstanden. Endlich wäre in einem späteren Stadium dieser letztgenannte Typus auf dem Schauplatz aufgetreten und z. B. im Siljan und Mjösen zur Alleinherrschaft befördert, nachdem auch **C** als minderwertig durch Vermittelung der Selektion ausgestorben sei. Es müßte offenbar dieses sukzessive Auftreten der verschiedenen Typen vorgelegen haben, denn wären z. B. die Typen **C** und **D** gleichzeitig oder **D** früher als **C** entstanden, so müßte **C** im Vänern ausgemerzt worden sein und **D** gesiegt haben. Unter Berücksichtigung nicht nur dieser 4 Typen, sondern auch der übrigen würde somit unsre Annahme zu folgender Schlußfolgerung leiten:

Auf einem ziemlich frühzeitigen Stadium des Süßwasserlebens spaltete sich ein Genotypus ab, der wegen seiner Abweichung etwas besser als die Hauptform situiert war. Nach noch einer Zeit spaltete sich ein neuer, noch etwas besserer Genotypus ab, danach ein dritter noch ein wenig besserer, usw. bis in den ältesten Reliktenseen der Mjösen- und Siljantypus gebildet wurde. Durch Selektion wurden die früheren Typen (die Mutterformen der resp. Mutanten) ausgerottet, so daß immer nur der am spätesten entstandene zurückgeblieben ist. In allen Seen wurde ein vorteilhafter ausgerüsteter Genotypus immer erst nach einem oder mehreren weniger vollkommenen gebildet, der möglichst vollkommene somit am spätesten. Und noch mehr: gleichwertige Genotypen sind in allen Seen nach etwa gleich lange dauerndem Süßwasserleben aufgetreten; sonst wären die proportionell der Dauer des Süßwasserlebens gesteigerten Umbildungen unerklärlich. Man wird

gestehen müssen, daß auch ein solcher Entwicklungsgang gar nicht annehmbar ist.

Wenn also die neuen Genotypen nicht im Meere, sondern erst im Süßwasser in der oben geschilderten Reihenfolge entstanden, so kann dies nicht in anderer Weise gedeutet werden, als daß die erbliche Umbildung in irgend einer Weise vom neuen Milieu hervorgerufen wurde, und auch muß angenommen werden, daß die Dauer des Süßwasserlebens den Grad der Umbildung beeinflußt hat. Eine solche Umbildungsweise nehme ich auch an; sie wird uns in der folgenden Darstellung beschäftigen. Wir werden dabei u. a. finden, daß die Selektion unter gewissen Umständen eine Rolle gespielt haben kann (S. 52).

c) Akkumulative Fernwirkung einer Milieuveränderung.

Bekanntlich sind in der letzten Zeit eine Reihe von experimentellen Untersuchungen ausgeführt worden, welche zeigen, daß Veränderungen in der äußeren Lebenslage sowohl bei Tieren der verschiedensten systematischen Gruppen als auch bei Pflanzen Veränderungen im Körperbau oder Lebensgewohnheiten hervorrufen können, welche erblich sind. Ich verweise des näheren auf die Zusammenfassende Darstellung dieser Fragen, die Haecker (1912, Kap. 17) und Semon (1912, Kap. 6) in ihren neulich erschienenen zusammenfassenden Arbeiten geliefert haben (vgl. auch unten S. 54). Allen diesen Experimenten ist es gemeinsam, daß der Experimentator seine Versuchsobjekte extrem geschärften äußeren Bedingungen aussetzen mußte, um erblich fixierte Veränderungen hervorrufen zu können.

Nun liegt es nahe, anzunehmen, daß dieselben Wirkungen, welche bei extremen Milieuveränderungen schon frühzeitig eintreten, auch von weniger gewaltsamen Milieuveränderungen, wie sie in der freien Natur oft vorkommen, hervorgerufen werden können, aber bei jeder Generation nur in sehr kleinen, für unsere groben Beobachtungsmethoden vielleicht unmerklichen und unmeßbaren Stufen. Ich nehme auch an, daß ein solcher Entwicklungsgang bei *Limnocalanus* vorgelegen hat. Nach dieser Annahme hat die Versetzung ins süße Wasser auf den marinen *L. grimaldii* eine Wirkung ausgeübt, und zwar teils vielleicht in der Weise, daß die Kopfform durch Beeinflussung der somatischen Zellen ein wenig abgeändert wurde, teils so, daß wegen Einwirkung auf die Keimzellen die Nachkommen in ähnlicher Weise verändert wurden, obgleich in sehr geringem Grad. Eigentlich liegt aber gar kein Gewicht darauf, daß eine Beeinflussung der somatischen Zellen

angenommen wird, es genügt völlig eine solche der Keimzellen. Ob eine sogenannte Parallelinduktion (gleichsinnige Einwirkung auf somatische Zellen und Keimzellen) hier vorliegt, darüber wissen wir nichts, brauchen auch nichts wissen. Durch fortgesetzte Einwirkung auf eine große Zahl von Generationen wurden die morphologischen Abänderungen allmählich gesteigert. Hierdurch wurde es allmählich erreicht, daß eine *Macrurus*-Population sich von der *Grimaldii*-Urform um so mehr entfernt hat, je älter der von ihr belebte Reliktensee ist.

Ein solcher Entwicklungsvorgang ist nun nicht nur als milieubedingt zu bezeichnen, er ist auch die Folge einer **Akkumulation der Milieueinwirkung**. Es ist das Verdienst R. Semons, dieser Erscheinung, welche freilich einigen früheren Experimenten anderer Forscher abzulesen war, die gebührende Aufmerksamkeit der Fachgenossen zugelenkt zu haben (1912, S. 150—153). Er hat auch die Bezeichnung „Akkumulation“ eingeführt¹⁾. Eine kleine Verschiedenheit besteht indessen zwischen der von Semon besprochenen Akkumulation und der hier vorliegenden. Bei den bisher beobachteten Fällen wurde das Endresultat mehr oder weniger bald erreicht, bisweilen sogar nach zwei Generationen, was wahrscheinlich damit zusammenhängt, daß die morphologischen Veränderungen durch extreme Milieuveränderungen verursacht und daher rascher herbeigeführt wurden. Bei *Limnocalanus* aber sind Tausende von Generationen vonnöten gewesen. Man kann daher die uns hier beschäftigende Erscheinung als eine **akkumulative Fernwirkung einer Milieuveränderung** bezeichnen. Ich verstehe damit, daß eine Milieuveränderung durch Wirkung auf sehr viele Generationen eine Veränderung des genotypischen Zustandes bemerkbar macht, und zwar so, daß sich der Betrag dieser Veränderung mit der Zeitdauer (Generationszahl) steigert, ohne daß aber die Milieuveränderung selbst gesteigert wird. Die Milieuveränderung selbst und das Endresultat der Umbildungen werden somit zeitlich voneinander entfernt. Es wird also hiermit dem Faktorenkomplex der „Lebenslage“ noch ein Faktor hinzugefügt, nämlich die Zeitdauer oder die Generationszahl.

¹⁾ Wenn zwei Personen unabhängig voneinander und an verschiedenem Material dieselbe Hypothese aufstellen, wird die Wahrscheinlichkeit derselben natürlich in hohem Grad erhöht, sie kann den Wert einer wirklichen Theorie bekommen. Ich möchte daher erwähnen, daß ich ganz selbständig auf die Idee der Akkumulation gekommen bin; ich nannte sie früher „gesteigerte Fernwirkung einer Milieuveränderung“. Erst später wurden mir die Auslegungen Semons bekannt.

Schieben wir einstweilen die nähere Prüfung auf, ob die Annahme einer solchen Fernwirkung berechtigt ist, und untersuchen wir ihre Stellung zum hier vorliegenden Fall. Zum Beispiel können wir wieder die vier oben besprochenen Typen wählen.

Mit Hilfe der Fernwirkungshypothese lassen sich nun die in der Natur gemachten Befunde sehr leicht erklären. Durch Einwirkung des Salz mangels entstand aus der marinen Stammform der am wenigsten umgebildete Süßwassertypus **B**. Ob dieser sogleich nach einmaliger Einwirkung oder aber erst nach Einwirkung auf mehrere Generationen hervorgerufen wurde, wissen wir nicht, es liegt auch darauf kein Gewicht. Nach Einwirkung desselben Faktors auf noch eine Anzahl von Generationen wurde der Effekt allmählich gesteigert, wodurch der Typus **C** entstand, nach noch längerer Wirkung trat in derselben Weise der Endtypus **D** der Reihe auf. Daß in den älteren Reliktenseen ein mehr vorgeschrittener Typus als in den jüngeren lebt, ist ja eine direkte Folge dieses Entwicklungsganges.

Bei diesen Umbildungen wurde zu jeder Zeit, wenn man die Zeiteinheit nicht allzu eng umgrenzt, die ganze Population der Einwirkung der Milieuveränderung in homogener Weise ausgesetzt. Wohl können verschiedene Individuen einer gegebenen Generation in verschiedenartige Lebenslage hinsichtlich der Nahrung, der Belichtung, des Wasserdrucks, der Temperatur usw. geraten, aber bei einer Population einer freibeweglichen Tierart, die in einem scharf begrenzten Raum lebt, müssen doch solche Unterschiede binnen einer ziemlich mäßigen Zahl von Generationen ausgeglichen werden, und nach dieser Generationszahl müssen somit auf die Vorfahrenreihe jedes Individuums dieselben Milieuverhältnisse gewirkt haben. Wenn auch verschiedene Temperatur, Nahrungszufuhr usw. auf die Empfindlichkeit der Tiere gegen den Salz mangel einen Einfluß geübt haben können, was übrigens nach den obigen Auseinandersetzungen kaum (wenn nicht z. B. im Wätern) anzunehmen ist (vgl. Ekman 1913b), so müssen also nach einer relativ kurzen Zeit die Reaktionen gegen den Salz mangel, somit auch die durch denselben verursachte genotypische Veränderung, in allen Abteilungen der Population dieselben werden, und eine Selektion weder braucht oder kann mit dieser Veränderung etwas zu tun haben. Dies unter Voraussetzung einer genotypisch einheitlichen Population. Bei einer genotypisch verschiedenartigen können die Verhältnisse sich anders gestalten, brauchen es aber natürlich nicht.

Wenn wir nämlich den letztgenannten Fall, daß die Population genotypisch inhomogen ist, näher analysieren, ergeben sich zwei Mög-

lichkeiten: Entweder äußert sich die Verschiedenartigkeit so, daß die vorhandenen Genotypen sich gegenüber dem Salz-mangel einartig verhalten, obgleich sie in anderer Hinsicht verschiedenartig sind, oder sie sind auch dem Salz-mangel gegenüber von ungleicher Natur. Die erstgenannte Möglichkeit interessiert uns offenbar hier nicht. Bei der letztgenannten aber muß als Resultat des Salz-mangels eintreten, daß ein Genotypus durch die Einwirkung dieses Faktors umgeprägt wird, ein anderer aber nicht oder vielleicht schwächer. Nach kürzerer oder längerer Zeit könnte dann die Entwicklung der Nachkommen des letztgenannten gegenüber den Nachkommen des erstgenannten so sehr verzögert sein, daß die Konkurrenz ihnen zu schwer wurde, und die Selektion könnte einsetzen.

Diejenigen Veränderungen, welche die Populationen des Ostseebeckens betroffen haben und ihre Verschiedenheit gegenüber der typischen *Grimaldii*-Form des Eismeer- und des Kaspischen Meeres bewirkten, sind wohl wahrscheinlich derselben Natur wie diejenigen der Süßwasserpopulationen. Aber die Erscheinungen bei den Meerespopulationen sind insofern von denen der letztgenannten verschiedenartig, daß die Umbildungen parallel dem Wechsel des Salzgehaltes gehen. Da die verschiedenen Typen in verschiedenartigem Wasser leben, braucht eine Fernwirkung hier nicht angenommen werden; sie scheint mir aber auch hier sehr wahrscheinlich, fast sicher.

In welcher Weise der Salz-mangel bzw. die Absetzung des Salzgehaltes die morphologischen Veränderungen der Kopfform umbilden kann, ist zwar nicht möglich mit Bestimmtheit nachzuweisen, es liegt aber nahe anzunehmen, daß die Osmose, die ja offenbar von dem Konzentrationszustand der Salzlösung des Wassers abhängig sein muß, hier eine Rolle gespielt hat.

Ist nun die Annahme einer akkumulativen Fernwirkung von Milieuveränderungen wirklich stichhaltig? Wenn die Abhängigkeit des Grades der Kopfumbildungen bei *Limnocalanus* von der Zeitdauer des Süßwasserlebens als erwiesen angesehen werden kann, und wenn ferner die oben gemachte Annahme von der Unzulänglichkeit der Selektion richtig ist, dann scheint mir keine andere Möglichkeit als eine solche Fernwirkung vorzuliegen. Aber wenn auch meine obigen Schlußfolgerungen mir als die einzig richtigen unter den gegebenen Voraussetzungen scheinen, so muß doch zugegeben werden, daß dieselben ein ziemlich verwickeltes Gemenge von Auseinandersetzungen sind, deren jede für sich vielleicht nicht in allen Fällen völlig so sicher steht, daß sie allein als Grundlage einer sicheren Theorie gelten

kann. Fehlerquellen können sich verbergen und das Ganze etwas unsicher machen. Daher erscheint es sehr erwünscht, daß die betreffende Hypothese auch von mehr allgemein-prinzipieller Seite geprüft wird, und auch liegt vor allem bei Hypothesen dieser Art ein großes Gewicht darauf, daß der mechanische Vorgang nachgewiesen oder wenigstens verständlich gemacht werden kann.

Zunächst können wir davon ausgehen, daß die Möglichkeit einer Vererbung künstlich hervorgerufener Abänderungen jetzt als eine Tatsache angesehen werden muß (vgl. oben S. 50). Wie soeben bemerkt wurde, ist es mehrmals gelungen, durch extreme Lebenslage eine Abänderung des Versuchstieres oder der Versuchspflanze zu erzielen, welche erblich ist, in der Weise, daß die Nachkommenreihe dieselbe Abänderung zeigt, auch wenn sie unter normalen Lebensbedingungen lebt. Es sind in diesen Fällen bei den Nachkommen sehr leicht bemerkbare, oft sehr beträchtliche Abweichungen von der Stammform erblich fixiert worden. Nun läßt sich indessen nicht leugnen, daß im Prinzip nichts anderes eintreten würde, wenn durch eine mäßige Veränderung der Lebenslage eine kleine erbliche Neuigkeit entstände. Es würde offenbar zwischen diesen beiden Fällen nur ein Gradunterschied, aber kein Wesensunterschied herrschen. Ob bei den bisher als Versuchsobjekte angewandten Tieren auch kleine äußere Veränderungen in dieser Weise wirken können, ist eine Sache für sich. Aber es wäre wahrhaft merkwürdig, wenn sich alle Tierarten in dieser Hinsicht ähnlich verhielten. In Anbetracht der fast grenzenlosen Mannigfaltigkeit, die in der Reaktionsweise gegen äußere Einflüsse uns überall in der lebenden Natur entgegentritt, muß ich gestehen, daß es mir völlig sicher scheint, daß auch ein solcher Gradunterschied nicht nur herrschen kann, sondern auch herrschen muß. Ich nehme somit als sicher an, daß mäßige Veränderungen der Lebenslage bei gewissen Tieren kleine erbliche Abänderungen hervorrufen können; das scheint mir einfach ein Korrelarium von bereits festgelegten Tatsachen zu sein. Derselben Ansicht sind auch mehrere andere Forscher (z. B. Tower, Semon, Standfuss, Haecker).

Damit sind wir aber noch nicht am Ziel, sondern es muß gezeigt werden können, daß diese Abänderungen mit zunehmender Generationszahl größer werden, und zwar auch, wenn der sie hervorrufende äußere Faktor nicht gesteigert, sondern unverändert bleibt. Hier ist nun von den Experimentatoren schon vorgearbeitet worden.

Es liegen nämlich schon längst Beobachtungen vor, die eine solche Fernwirkung wahrscheinlich machen. Standfuss hat mit mehreren

Schmetterlingen Zuchtversuche gemacht, die in dieser Richtung zeigen, so mit *Papilio machaon* (1896, S. 290), worüber er folgendes berichtet: „*Papilio machaon*, der in seiner zweiten, sich etwa im Laufe des Juli entwickelnden Generation in Zürich als Puppe von einer Durchschnittstemperatur von $18,4^{\circ}\text{C}$ getroffen wird, kann in von Zürich stammenden Individuen durch konstante Einwirkung von $37\text{--}38^{\circ}\text{C}$ auf das Puppenstadium direkt in eine Form verwandelt werden, wie sie im Juli bei Jerusalem fliegt. Jerusalem hat aber im Juli, als dem heißesten Monat, nur eine Durchschnittstemperatur von $24,5^{\circ}\text{C}$, und wenn die Puppen der zweiten Generation von Zürich konstant mit einer Temperatur von $24,5^{\circ}\text{C}$ behandelt werden, so zeigen die Falter aus diesen Puppen keinerlei bemerkbare Veränderungen, verglichen mit normalen Exemplaren der zweiten Züricher Generation. Es würde also die Einwirkung von $24,5^{\circ}\text{C}$ auf die Züricher Puppen einer außerordentlich hohen Zahl von Generationen gegenüber wiederholt werden müssen, um das Gewand des Jerusalemer Typus zu erreichen.“

Woltereck (1909) konnte durch übermäßig reiche Nahrung aus der im Lunzer Untersee lebenden *Daphnia longispina* eine ähnliche Form hervorbringen wie diejenige, die im Lunzer Obersee lebt. Auch in der Natur ist die Oberseeform von günstigeren Ernährungsbedingungen als die Unterseeform umgeben, obgleich die Unterschiede nicht so groß als bei den künstlichen Versuchen sind.

Zwar ist in diesen beiden Fällen die Parallele zwischen den Zuchtversuchen und den natürlichen Umbildungen nicht völlig eindeutig, denn wir können nicht prüfen, ob nicht auch in der Natur eine stoßweise Veränderung stattgefunden, und ob nicht Selektion mitgespielt hat. Die genannten Daphnien- und Schmetterlingsrassen nehmen somit eine andere Stellung ein als die *Limnocalanus*-Rassen. Aber die beiden Versuchsreihen weisen jedoch höchstwahrscheinlich, wie sich auch Haecker (1912, S. 304) äußert, darauf hin, daß eine durch viele Generationen wirkende mittlere Veränderung der Lebenslage den gleichen Effekt hervorrufen kann wie eine einmalige Wirkung einer extremen Veränderung der Lebenslage.

Bei seinen Versuchen, die Fortpflanzungsverhältnisse der Geburtshelferkröte, *Alytes obstetricans*, künstlich zu verändern, gelang es Kammerer (1909), fünf Generationen dieser Kröte unter veränderten Bedingungen zu halten. Bekanntlich begattet sich die Art auf dem Lande und legt ebenda ziemlich wenige große, dotterreiche Eier ab. Diese Gewohnheit hat nun eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten mitgeführt, welche sowohl die Eier, die Larven als auch die er-

wachsenen Tiere kennzeichnen. Durch verschiedene äußere Agentien konnte Kammerer diese natürlichen Gewohnheiten der Tiere verändern; es interessieren uns hier besonders diejenigen Versuche, bei welchen er alle Versuchsgenerationen unter hoher Temperatur (25 bis 30° C) züchtete, wodurch er die Tiere zum Laichen im Wasser veranlaßte. Auch die Eier entwickelten sich natürlich weiter im Wasser. Dabei ist zu bemerken, daß die Temperatur wie auch die übrigen Milieuverhältnisse während der ganzen Versuchszeit dieselben waren. Die Züchtung ergab nun betreffs des Vererbungsmodus verschiedene Resultate für die verschiedenen Generationen. Zwecks der leichteren Übersicht habe ich unten die Angaben Kammerers tabellarisch zusammengestellt. Als 1. Generation wird die in der freien Natur eingefangene, zuerst den Kulturversuchen ausgesetzte bezeichnet.

Von den durch diese Versuche hervorgegangenen Akkumulationserscheinungen sind diejenigen besonders wichtig, welche in der 3. bis 5. Generation eintraten. Eine Akkumulation von der 1. zur 2. Generation beweist nämlich nichts von der genotypischen Veränderlichkeit infolge Milieueinflüsse, weil die 2. Generation mehr induziert ist als die 1. Denn die letztgenannte ist nicht während ihres ganzen Daseins den veränderten Einflüssen ausgesetzt worden. Ein solcher Einwand betrifft aber nicht die Generationen III, IV und V. Besonders wertvoll sind die von Kammerer gelieferten Angaben über die Kiemenzahl der Larven und die Brunstabzeichen der erwachsenen Männchen, weil sie detaillierter als die übrigen Angaben sind. Während sich bei den Larven aus Landeiern und den Larven der drei ersten Wärmekulturgenerationen, um Kammerers eigene Worte (1909, S. 514) zu zitieren, „nur auf dem ersten Kiemenbogen eine Kieme entwickelt, bildeten sich bei den Larven 4. Generation an allen drei freien Kiemenbogen äußere Kiemen, welche sogleich, ohne daß erst im Wasser ein Adaptionsprozeß einsetzen mußte, viel derber und kürzer, pigmentreicher und blutärmer waren und nicht so viele Verzweigungen (Kiemenfäden) hatten als die normale *Alytes*-Kieme. Die ursprünglich so lange Kieme des vordersten Kiemenbogens aber ist nunmehr die kürzeste geworden, die neu hinzugekommenen Kiemen des zweiten und dritten Kiemenbogens übertreffen sie an Länge. Damit ist das gewöhnliche Verhältnis der drei Amphibienkiemen hergestellt.“ Die sekundären männlichen Geschlechtscharaktere fehlten gänzlich bei den zwei ersten Generationen. Bei der dritten war die Haut an der Oberseite des Daumens und am Daumenballen der brünstig gewordenen Männchen „rauher als in der Umgebung, wie

Generation		I	II	III	IV	V
Zahl der Eier		90—115	98—106	110—117	—	—
Eidurchmesser ¹⁾		2,5—3 mm	2 1/4 mm	2 mm	—	—
Dicke der Eihülle ¹⁾		1—2 mm	3 mm	—	—	—
Länge der Verbindungsschnur der Eier ¹⁾		7—8 mm	0—2 mm	—	—	—
Zahl der mit äußeren Kiemen versehenen Kiemenbogen der Larven.		1	1	1	3	3
Schwanzflossensaum der Larven		nimmt mit jeder neuen Generation an Breite zu.				
Abgrenzung zwischen Rumpf- und Schwanzregion bei den Larven.		wird mit jeder neuen Generation immer mehr verwischt.				
Gesamtkörpergröße der Larven		nimmt mit jeder neuen Generation ab.				
Brunstschwielen am Daumen des geschlechtsreifen Männchens		fehlt	fehlt	angedeutet	gut entwickelt	—
Hypertrophie der Vorderarmmuskulatur des geschlechtsreifen Männchens		fehlt	fehlt	fehlt	vorhanden	—

¹⁾ Der frischgelegten Eier.

aufgerieben, aber nicht verfärbt, sondern gleichfarbig mit der Umgebung“. In der 4. Generation aber waren die brünstigen Männchen „alle mit schwarzgrau verfärbten Schwielen“ an den genannten Teilen der Hand versehen, „und ebenso zeigte sich an ihnen eine Hypertrophie der Vorderarmmuskulatur, derzufolge die ganze Gliedmasse eine etwas andere Stellung erhält: sie wird mehr nach einwärts gekrümmt getragen, die Handflächen werden näher der Medianlinie dem Boden aufgestemmt“. Die 5. Generation wurde von Kammerer nicht bis zur Geschlechtsreife herangezogen.

Woltereck (1911, S. 144) fand betreffs der Erbllichkeit in seinen soeben erwähnten Daphnienversuchen, daß die niedrigköpfige *Daphnia longispina* des Lunzer Untersees im Warmhaus bei sehr guter Ernährung „alsbald hochköpfige Modifikationen bildete, die jedoch bei Zurückversetzung auf die alte Milieustufe sofort der ursprünglichen Form Platz machten. Nach etwa zwei Jahren und nach über 40 Generationen zeigte sich nun, daß die Tiere auch dann hochköpfige Junge produzierten, wenn sie vor Beginn der Eibildung in niedrige Temperatur und knappe Nahrung versetzt wurden. Die Kopfhöhe der so entstandenen Tiere stellte also eine Abweichung von der sonst bei dieser Art gültigen Reaktionsnorm dar.“ Auch hier liegt offenbar eine Akkumulationserscheinung vor.

Indessen hat in jüngster Zeit E. Baur den Kammererschen und Woltereckschen Versuchen ihren vererbungstheoretischen Wert zu nehmen versucht (1911, S. 37—38). Seiner Anschauungsweise werde ich hier an Hand seiner Kritik der Auslegungen Kammerers etwas nähertreten. Nachdem Baur erwähnt hat, wie die Gewohnheiten der erwachsenen Geburtshelferkröten, die Eigenschaften der Eier und der Larven von Milieuveränderungen beeinflußt werden können, fährt er fort: „Dies alles ist durchaus nichts Unerwartetes. Das Merkwürdige an den Versuchen Kammerers ist aber, daß die Geburtshelferkröte, welche von derartigen modifizierten Eltern abstammen, ebenfalls eine deutliche Instinktveränderung zeigen, auch wenn sie selber wieder unter normalen Temperaturverhältnissen kultiviert werden. Also Kröten, die aus den im Wasser abgesetzten Eiern der Wärmekröten hervorgegangen sind, legen ihre Eier im Wasser ab, auch wenn sie selber wieder unter normalen Temperaturverhältnissen leben, unter denen sonst die Geburtshelferkröten die Eier auf dem Lande ablegen und eine regelrechte Brutpflege ausüben. Das sieht natürlich sehr nach einer Vererbung aus und wird auch vielfach, z. B. von Kammerer selbst so gedeutet. Bewiesen ist aber auch hier eine Vererbung nicht,

denn auch hier haben ja die Bedingungen, welche die Muttertiere modifiziert haben, auch noch auf die nächste Generation eingewirkt. Diese Tiere haben ja selbst noch unter ganz anderen Bedingungen ihre erste Entwicklung durchlaufen als normale Vergleichstiere, sie haben sich im Eistadium unter abnorm hohen Temperaturen befunden, sind als Larven mit äußeren Kiemen ins Wasser abgesetzt worden usw.“

Diesen Auslegungen Baur's stimme ich völlig bei, muß sie aber demungeachtet als ganz verfehlt betrachten, denn sie treffen nicht den Kern der Frage. „Das Merkwürdige mit den Versuchen Kammerer's“ ist nämlich nicht das, was Baur und, wie es scheint, auch Kammerer selbst als solches betrachtet: das anfangs ziemliche Konstantwerden bei Rückversetzung in die primären äußeren Bedingungen. Das Merkwürdige ist etwas anderes: die Steigerung der Umbildungen bei den späteren und spätesten Generationen, also die Akkumulation. Sie kann nichts anders bedeuten als eine Veränderung der Reaktionsnorm (Woltereck); und eben die Reaktionsnorm wird auch von Baur (S. 5, 9) als das vererbte Merkmal angesehen.

Ich stimme in dieser Frage Semon (1912, S. 155) ganz bei, welcher eben aus den zuletzt erwähnten Gründen einen anderen Einwand Baur's gegen die Tragweite der Versuchsergebnisse Kammerer's beseitigt (vgl. Semon 1912, S. 151). Baur's Kritik (1911, S. 260) lautet in diesem Punkt folgendermaßen: „Man hat eben besonders sehr häufig übersehen, daß die Modifizierung eine gewisse Zeit braucht, um völlig ausgebildet zu werden, und daß diese Zeit oft länger ist als die Dauer einer Generation!“ Nachdem er die Versuche Kammerer's über den Farbenwechsel bei *Salamandra maculosa* referiert hat und dabei erwähnt, daß das Maximum der „Modifikation“ erst in der zweiten oder vielleicht dritten Kulturgeneration erreicht wurde — hätte er statt dessen die Geburtshelferkröte als Beispiel erwähnt, hätte er die 4. und 5. Generation sagen können —, fährt er fort: „Trotzdem ist aber eine derartige Umänderung der Farbe nur eine Modifikation in unserem Sinne. Vererbbares Merkmal bei *Salamandra maculosa* ist nicht eine bestimmte Färbung und Zeichnung, sondern eine bestimmte — und zwar begrenzte! — Modifizierbarkeit der Färbung, und dafür, daß diese Modifizierbarkeit geändert worden ist, haben bisher die Versuche Kammerer's keinen Anhaltspunkt gegeben.“ Darauf antwortet Semon teils, daß die bei *Alytes* eintretende Akkumulation ein Gegenbeweis gegen die Anschauungen Baur's ist, teils sagt er folgendes: „Bisher hat man immer unter „Modifikation“ im engeren Sinne eine rein somatische Veränderung verstanden, die ohne eine

gleichzeitige Veränderung der Keimzellen einhergeht, bei der eine Induktion der letzteren fehlt. Dieses Hauptcharakteristikum der „Modifikation“ im Gegensatz zu erblicher Variation läßt Baur jetzt fallen, denn wie ist ohne eine Induktion der Keimzellen eine Akkumulation der Reizwirkung von Generation zu Generation denkbar? Welche Kriterien für Erblichkeit und Nichtvererblichkeit einer Veränderung bleiben uns dann noch?“

Ich bin ganz derselben Meinung, möchte aber hierzu eine Auseinandersetzung anknüpfen. Will man in einer Akkumulation von Reizwirkungen den Beweis einer Veränderung der Reaktionsnorm erblicken, so ist es unbedingt notwendig, zu der verschiedenartigen Lebenslage der verschiedenen Generationen Hinsicht zu nehmen. Ich rede hier nicht von der in den äußeren Umständen, im äußeren Milieu, gegebenen Lebenslage, denn ich setzte eine für alle Versuchsgenerationen gleichartige Beschaffenheit derselben voraus, sondern ich meine die während des Embryonallebens eventuell vorhandenen Verschiedenheiten. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß die erste, aus der freien Natur geholt Versuchsgeneration bei den Kammererschen Versuchen weniger induziert worden ist als die zweite, welche vielleicht schon als Eizelle vor der Befruchtung den neuen Reizmitteln ausgesetzt wurde. Eine Akkumulation der Reizwirkung von der 1. zur 2. Generation bedeutet daher für die Entscheidung des Erblichkeitsmoments gar nichts, wie schon oben bemerkt wurde. Deshalb betrachte auch ich mit Baur die *Salamandra*-Züchtungen in dieser Hinsicht als belanglos, denn es geht aus den Angaben Kammerers (1907) nicht bestimmt hervor, ob eine Akkumulation von der 2. zur 3. Generation eingetreten ist. Wenn es sich um eine Tierart mit intrauteriner Brutpflege handelt, kann man übrigens wenigstens unter gewissen Umständen eine Akkumulation von der 3. zur 4. Generation verlangen, denn wenn die 2. Generation nicht während der ganzen Dauer ihres Embryonallebens im Uterus der 1. Generation der Induktion ausgesetzt worden ist, so wird sie offenbar auf somatischem Wege weniger induziert als die dritte. Nicht einmal, wenn die 1. Generation während der ganzen Dauer ihrer Schwangerschaft den Versuchsbedingungen unterlag, kann man die 2. und die 3. Generation mit Sicherheit als gleichinduziert betrachten, denn man weiß nicht, wie lange vor dem Eintritt der Schwangerschaft die Induktion einsetzen muß, um das Embryo gleich von Anfang an zu beeinflussen; insbesondere die homöothermen Tiere — zu denen ja freilich *Salamandra* nicht gehört — sind nämlich mit einer ganzen Reihe von zum Teil

bisher nicht näher bekannten Einrichtungen versehen, welche das Innere des Körpers von äußeren Agentien isolieren. Daher tut man gut, betreffs Tiere mit intrauteriner Brutpflege nur den vom Anfang der 4. Generation an auftretenden Akkumulationserscheinungen einen vererbungstheoretischen Wert beizulegen.

Binnen diesen Grenzen bin ich also mit Baur darüber einig, daß „die Modifizierung eine gewisse Zeit braucht, um völlig ausgebildet zu werden, und daß diese Zeit oft länger ist als die Dauer einer Generation“. Länger kann man aber nicht mit Baur gehen, denn da verwischen sich ganz die Begriffe „Modifikation“ und „erbliche Veränderung“. Die Frage wird besonders scharf beleuchtet, wenn wir ein so extremes Beispiel wie *Limnocalanus* wählen. Wenn wir sehen, daß dieses Krebstier nach einigen Tausenden von Generationen eine ganz andere Kopfform bekommen hat als nach etwa hundert Generationen in demselben Milieu, wie wäre dann von nur einer Modifikation zu sprechen; denn eine solche ist ja nicht erblich fixiert, ihre Eigentümlichkeiten sind ja nicht Ausdruck einer veränderten Reaktionsnorm! Hier ist es offenbar nicht eine Modifizierung, sondern eine genotypische Veränderung, die längere Zeit als die Dauer einer Generation gebraucht hat. Prinzipiell liegt nun eben dasselbe bei der Geburtshelferkröte vor; nur ist eine weit kleinere Zahl von Generationen erforderlich gewesen. Die Hinfälligkeit der von Baur an Kammerer und Woltereck geübten Kritik scheint mir zur Genüge dadurch zu erhellen, daß auch nach Baur's eigener Definition der Mutation (1911, S. 7) eine solche und nicht eine Modifikation bei Kammerers und Wolterecks Versuchstieren eingetreten ist. Was die Kammererschen betrifft, liegt übrigens ein völlig sicherer Beweis darin, daß sich die neuen Eigenschaften in mendelnder Weise vererbten!

Auch bei den Einzelligen liegen Beobachtungen über Akkumulationserscheinungen vor; ich verweise des näheren auf die Darstellung von Burris Versuchen unten S. 92.

Die nächste Ursache der Akkumulation muß darin liegen, daß die obere Grenze der Veränderungsfähigkeit der Reaktionsnorm nicht mit einem Mal erreicht wird. Wird diese Umbildungsgrenze sogleich — binnen einer Generation — erreicht, da können wir offenbar bei einem nicht gesteigerten Reiz auch keine Steigerung der Wirkung, somit keine erbliche Akkumulation, erwarten. Wird aber die Grenze nicht sogleich erreicht, da muß die Umbildung weiter fortsetzen. Die Grundbedingung dafür ist offenbar die tatsächlich vorhandene stoffliche Kontinuität der aufeinanderfolgenden Generationen. Der nähere

Verlauf ist nun überaus leicht faßbar. Der Vereinfachung wegen können wir uns zwei Individuen, **A** und **B**, vorstellen, deren **B** ein Tochterindividuum von **A** ist. Wir nehmen an, daß **A** von einer Milieuveränderung in seiner genotypischen Grundlage gestört wird, und daß **B** bei einer späteren Fortpflanzung von **A** gebildet wird. In Anbetracht der sehr weitgehenden Übereinstimmung in den physiologischen Eigenschaften, welche zwischen **A** und **B** bestehen muß, scheint es mir sehr leicht begreiflich, daß **B** in derselben Richtung verändert wird wie **A**. Wir können nach diesen Auseinandersetzungen die Akkumulation etwas schärfer definieren: Die Akkumulation ist eine Reihe aufeinanderfolgender einzelner erblicher Veränderungen, deren jede prinzipiell nichts anderes ist als jede andere durch äußere Agentien verursachte erbliche Veränderung. Nur wenn wir das Endresultat der ganzen Umbildungsreihe mit dem Anfangsstadium vergleichen, wird eine Fernwirkung hervorgetäuscht. Das eigentliche Wesen der Akkumulation liegt offenbar in ihrer Ursache und nicht in der Erscheinung selbst, denn diese ist einfach eine ganz selbstklare Folge der Ursache, daß nämlich die Reaktion nicht nur unmittelbar nach dem Reiz folgt, sondern eine längere Zeit nach ihm fortsetzt.

Dies, daß eine Reaktion eine gewisse Zeit braucht, ehe sie vollgebildet wird, tritt uns so oft in der organischen Natur entgegen, daß es uns nicht befremden kann. Daß sie aber, wie bei *Linnocalanus*, mehrere Tausende von Generationen braucht, muß als sehr unerwartet und interessant betrachtet werden.

Demjenigen, der mit den theoretischen Auslegungen Weismanns über die Germinalselektion vertraut ist, ist es vielleicht schon aufgefallen, daß meine obige Annahme einer Fernwirkung mit einer Abtheilung seiner Germinalselektionshypothese vieles gemeinsam hat. Es dürfte daher angemessen sein, hier diese Hypothese kurz zu streifen, besonders weil mir das auch aus reellen Gründen erwünscht vorfällt. Die Hypothese der Germinalselektion enthält nämlich zwei verschiedene Dinge, welche schärfer voneinander gesondert werden müssen, als es in den betreffenden Auseinandersetzungen Weismanns (1904, Kap. 25, 26) geschehen ist.

Bekanntlich sagt Weismanns Lehre von der Germinalselektion folgendes. Die hypothetischen Determinanten des Kleinplasmas, d. h. diejenigen lebenden Teilchen, welche die Anlagen der später heran-

wachsenden Organe oder Organteile darstellen, müssen sich natürlich ernähren, aber in der Nahrungszufuhr können durch rein zufällige Umstände Schwankungen eintreten, welche verursachen, daß ein Determinent mehr, ein anderer weniger bekommt. Das bedeutet für die erstere eine Vergrößerung, für die letztere eine Minderung ihrer Assimilationskraft. In solchen Schwankungen des Gleichgewichts des Determinentensystems erblickt Weismann die Wurzel der meisten erblichen Variation, und er ist der Meinung, daß stärkere Varianten unter den Determinanten, wenn sie durch stärkere Ernährungsschwankungen einmal entstanden sind, gewissermaßen unbegrenzt in der einmal eingeschlagenen Richtung weitergehen. Dadurch kann eine Variation mit der Zeit einen so hohen Betrag erreichen, daß sie der Personalselektion Angriffspunkte darbietet. Dann hat die Germinalselektion ihre Hauptrolle ausgespielt und die Personalselektion fängt an.

Mit dieser Germinalselektion hat meine „Fernwirkung der Milieuveränderung“ nichts zu schaffen, und ich werde bei ihr nicht lange verweilen. Nur mag bemerkt werden, daß das Wort „Selektion“ hier eigentlich nicht ganz adäquat ist. Weismann hat, wie er selbst sagt (1904, Kap. 25, S. 101), „diese im Innern des Keimplasmas sich unausgesetzt abspielenden Vorgänge als Germinalselektion bezeichnet, weil sie das Analogon jener Vorgänge der Selektion sind, welche wir an den größeren Lebenseinheiten, den Zellen, Zellengruppen und Personen schon kennen. Ist das Keimplasma ein Determinantensystem, dann müssen auch zwischen seinen Teilen dieselben Gesetze des Kampfes ums Dasein, um Nahrung und Vermehrung in Kraft sein, welche zwischen allen Systemen lebendiger Einheiten Gültigkeit haben, zwischen den Organen selbst, wie zwischen den Individuen einer Art und zwischen den miteinander konkurrierenden Arten.“ Die „Germinalselektion“ ist offenbar mit dem Kampf ums Dasein zwischen den Individuen und den Arten vergleichbar, die Hypothese von derselben ist eigentlich, wie es auch Weismann selbst bemerkt, eine ins Innere der Keimzelle verlegte Anwendung der von Wilhelm Roux gegründeten Lehre vom Kampf der Teile eines Organismus. Aber Kampf ums Dasein ist nicht dasselbe wie Selektion; letztere ist eine Folge des Kampfes ums Dasein und besteht in einer Ausrottung des für diesen Kampf Ungeeigneten. Eine solche Ausrottung tritt nun aber in der „Germinalselektion“ nicht ein. Meines Erachtens würde z. B. „Germinalkampf“ oder „Germinalvariation“ den fraglichen Vorgang besser bezeichnen. Indessen ist der Term „Germinal-

selektion“ schon eingebürgert und dürfte deshalb bestehen sollen. Um Worte sollen wir ja übrigens nicht streiten.

Ob der Vorgang, die Germinalselektion selbst, wirklich wahrscheinlich ist, das ist eine Frage, deren Beantwortung gegenwärtig völlig unmöglich ist. Eine Hypothese, die so ausschließlich spekulativer Natur ist, entzieht sich eigentlich gänzlich einer exakten Nachprüfung. Der Grundkern der Hypothese, daß erbliche Verschiedenheiten von Verschiedenheiten im Keimplasma abhängig sind, muß ja zweifelsohne richtig sein; ob diese Keimplasmaverschiedenheiten aber in der von Weismann angenommenen Weise entstehen, das ist eine Sache für sich. Es kann wenigstens in Frage gestellt werden, ob es mit unsrer Kenntnis von allgemeinen physiologischen Gesetzen gut harmonisiert anzunehmen, daß rein quantitative Verschiedenheiten in Nahrungszufuhr die Eigenschaften der Keimplasmapbestandteile (Determinanten) so gründlich verändern können, daß daraus eine erblich fixierte Verschiedenheit der Nachkommenreihe entsteht. Und, gesetzt daß dies richtig sei, so tritt uns auch eine andere Schwierigkeit entgegen. Wie Weismann selbst bemerkt, können quantitative Ungleichheiten im Nahrungsstrom nur zwei Variationsrichtungen bei den Determinanten hervorrufen, eine aufsteigende und eine absteigende, und zwar legt er dieser Folgerung ein sehr großes Gewicht für die ganze Hypothese bei. Ist es aber wahrscheinlich, daß nur zwei Variationsrichtungen, von denen übrigens die eine, die abwärtsgehende, nur Verkümmierungen hervorrufen kann, die ganze fast in unendlich vielen Entwicklungsrichtungen ausgelaufene Evolution herbeigeführt hat? Übrigens dürfte es von der modernen mendelistischen Forschung dargetan sein, daß man sich die Erbinheiten nicht als Determinanten im Sinne Weismanns vorstellen darf.

Kehren wir aber zur Hauptfrage zurück!

Neben dem oben kurz referierten Inhalt hat Weismanns Hypothese der Germinalselektion noch einen anderen, den Weismann selbst zwar mehr vorübergehend erwähnt, der uns jedoch in dieser Untersuchung mehr interessiert. Es konnte natürlich Weismanns analytischem Scharfsinn nicht entgehen, daß nicht nur quantitative, sondern auch qualitative Änderungen in der Nahrung die Teile des Keimplasmas treffen können. Er sagt hierüber Folgendes (1904, Kap. 26, S. 115, 116): „Allein es gibt auch zweifellos Einflüsse, welche in allen Ideen ähnliche Veränderungen der Ernährung setzen, von welchen also alle homologen Determinanten, sofern sie überhaupt für die betreffende Ernährungsänderung empfindlich sind, in ähnlicher Weise getroffen

werden. Dahin gehören Veränderungen in den äußeren Lebensbedingungen, besonders klimatische. Es gibt also sicher äußere Einflüsse, welche bestimmte Determinanten in bestimmter Weise verändern. Ich nenne diese Form der Keimesänderung „induzierte“ Germinalselektion und stelle sie der „spontanen“ gegenüber, welche ihren Grund eben nicht in extragerminalen Einflüssen hat, sondern in den Zufälligkeiten der intragerminalen Ernährungsverhältnisse, welche deshalb auch nicht leicht in allen Ideen eines Keimplasmas zugleich eintreten wird, also nicht die homologen Determinanten aller Idee gleichsinnig verändert.“ Das von Weismann als Beweis einer solchen „induzierten Germinalselektion“ angeführte Beispiel (künstlich hervorgerufene Temperaturabänderungen eines Schmetterlings, *Polyommatus phlaeas*) besagt nun eigentümlicherweise über das Erblichkeitsmoment gar nichts, aber es ist aus der ganzen Darstellung des Verfassers klar, daß er von erblichen Eigenschaften spricht. Die Möglichkeit eben solcher durch Milieuveränderungen verursachter genotypischer Veränderungen — wenn auch vielleicht nicht besonders in der Ernährung der Keimteilchen — ist es ja, welche eine der Grundbedingungen der Akkumulation ist.

Hier kann ich nicht umhin zu bemerken, wie ungeeignet es ist, auch diese „induzierte“ Veränderung als Germinalselektion zu bezeichnen. Hier kann ja von einer Selektion nicht die entfernteste Rede sein, auch wenn man diesem Wort eine möglichst weite Fassung gibt. Es handelt sich ja nicht um einen Ausfall bzw. Vernichtung, nicht einmal um einen Kampf um Nahrung oder dgl. zwischen den Teilen des Keimplasmas, denn sie werden ja ohne eigenes Zutun in gleicher Weise getroffen. Der Sache nach hat ja Weismann die beiden Prozesse in aller Klarheit auseinandergehalten, und es ist somit hier wieder ein Streit um Worte; aber das Wort Selektion ist hier offenbar ganz irreführend. Es zeigt übrigens, daß Weismanns Term. „Germinalselektion“ eigentlich ein „lapsus calami“ ist, und daß er damit nur „Keimesänderung“ meint, sonst hätte er beide Prozesse unmöglich unter einem Namen vereinigen können. Das Wort „Germinalselektion“ ist nur für den „spontanen“ Vorgang beizubehalten; für den „induzierten“, der einfach Germinalinduktion zu nennen ist, ist es ganz zu streichen.

d) Kontinuierliche erbliche Umbildung. Allgemeine Bemerkungen über Mutation.

Was beim Hervortreten der Mutationstheorie von de Vries sie in Gegensatz zu den früheren abstammungstheoretischen Anschauungen

stellte, war vor allem, daß nach ihr die Ausbildung der neuen Arten immer stoßweise geschieht. Mit einem Schlag tritt die neue Form in einer von ihrer Stammform gar nicht unerheblich abweichenden Gestalt hervor, und der Selektion steht somit sogleich ein neues Objekt zur Verfügung, welches eben wegen seiner beträchtlichen Abweichungen von der Mutterform ein besser situierter Konkurrent zur letztgenannten und so ein Mittel des Fortschrittes in der phylogenetischen Entwicklung werden kann. Aber in der Stammesgeschichte einer Art haben Mutationen nur zu gewissen Zeiten, vielleicht mit sehr langandauernden Zwischenräumen, stattgefunden. Man kann die Mutationstheorie in ihrer früheren Fassung auch so ausdrücken: zu gewissen Zeiten treten aus gewissen Ursachen neue Arten, bzw. Elementararten, schon fertig hervor; unter schon fertiggebildeten Arten rottet die Selektion die minderwertigen aus; die phylogenetische Entwicklung ist somit nicht kontinuierlich, sondern diskontinuierlich.

Rein theoretisch kann natürlich hierzu bemerkt werden, daß zwischen großen und kleinen Verschiedenheiten keine scharfe Grenze zu ziehen ist. Und wenn in einem Falle große Verschiedenheiten zwischen einer Mutterart und einem Mutanten plötzlich entstehen können, so können wohl in einem andern Falle auch kleine und sehr kleine entstehen. Es besteht zwischen beiden offenbar kein Wesensunterschied. Die Mutationstheorie ist nun auch während ihres bisherigen Daseins in der Weise modifiziert worden, daß man jetzt weniger als vorher dem Grade der Verschiedenheiten zwischen Mutter- und Tochterart Gewicht beilegt. Belege dafür kann man bei Johannsen und Baur leicht auffinden. So betrachtet der erstgenannte (1909), den man wohl mit Recht als einen der repräsentativsten Anhänger der jetzigen Mutationstheorie ansehen kann, nicht nur so ziemlich erhebliche Abweichungen zwischen verschiedenen Menschen wie verschieden gefärbte Augen (S. 467) als Mutationsanzeichen, sondern er ist der Ansicht (S. 472), daß die individuellen Verschiedenheiten in den menschlichen Populationen „selbst innerhalb der engsten Verwandtschaftskreise“ auf Mutationen zurückzuführen sind und den Wert von Mutationen haben. Jedoch definiert er indessen (S. 440), ganz im Einverständnis mit den Anschauungen von De Vries, die Mutation als „eine stoßweise Änderung der genotypischen Grundlage einer Nachkommenserie“ und sieht in der „Diskontinuität erblicher Natur“ das Wesen der Mutation. Baur (1911, S. 7) äußert sich über das Quantitätsmoment sehr deutlich: „Die durch diese Mutation bewirkten äußerlich sichtbaren Unterschiede

zwischen den „Mutanten“ und der „Stammart“ können dabei sehr verschieden groß sein. Die Größe dieses äußerlich erkennbaren Unterschiedes hat für die Entscheidung, ob in einem gegebenen Falle das Resultat einer Mutation oder einer Modifikation vorliegt, keine Bedeutung. Beruht die neu aufgetretene abweichende Eigenschaft auf einer, wenn auch noch so kleinen Änderung der Reaktionsweise, d. h. *vulgo* ist sie erblich, so haben wir eine Mutation vor uns.“ An einer anderen Stelle (S. 190) sagt derselbe Verfasser sogar, daß die auffälligen Mutanten zu den Ausnahmen gehören; die große Mehrzahl der Mutanten können nur durch sehr sorgfältige Untersuchungen erkannt werden, weil sie mit den Stammsippen transgredieren. Als Mutationen betrachtet er alle durch erbliche Eigentümlichkeiten ausgezeichneten Variationen, welche nicht eine Folge von Bastardspaltung und Neukombination der Erbeinheiten sind (S. 191). Derselben Meinung ist auch Johannsen wie auch wohl alle anderen Botaniker, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben.

Die Mutationstheorie hat somit eine eigentümliche Entwicklungsgeschichte gehabt. Anfangs trat sie durch ihre Hervorhebung des Sprungartigen im Artbildungsvorgang in scharfem Gegensatz zu den früheren Evolutionstheorien. Als bald erwies es sich aber, daß die mehr auffälligen Mutanten zu den Seltenheiten gehören; man lenkte die Aufmerksamkeit immer mehr von der Vorstellung der sprungweisen Entwicklung ab, um sich am Erblichkeitsmoment um so eifriger festzuhalten, bis es endlich heißt, daß jede erbliche Abänderung eine Mutation sei, nur mit dem Vorbehalt, es handle sich nicht um Bastardierung. Damit ist aber das Neue in der Mutationstheorie gänzlich aufgehoben¹⁾. Den fundamentalen Gegensatz zwischen erblichen Veränderungen und nichterblichen Modifikationen hat natürlich die Mutationstheorie bei weitem nicht zum ersten Male klargelegt, und daß es andere erbliche Variationen gibt als die durch Bastardierungen hervorgegangenen, das ist auch eine sehr alte Wahrheit; sind es doch sie, welche der Hauptgegenstand der Auslegungen Darwins und vor allem Weismanns gewesen sind. Der Begriff der Mutation, wie sie jetzt von den modernen Erblichkeitsforschern aufgefaßt wird, ist ein sehr alter, nur wurde er früher nicht Mutation genannt. Dieser Name ist eigentlich das Auffälligste, was die Theorie von ihrem Anfangsstadium bis jetzt mitgebracht hat.

¹⁾ Erst während der Drucklegung dieser Abhandlung sind mir die Anschauungen Plates über dieses Thema bekannt geworden; er ist ganz derselben Meinung wie ich (vgl. Plate 1913 S. 473—475).

Mit diesem Urteil soll nun aber nicht gesagt sein, daß die Mutationstheorie bedeutungslos gewesen ist; sie hat im Gegenteil eine äußerst durchgreifende Bedeutung gehabt, vor allem wegen ihrer Beiträge zur Analyse und Terminologie des Erblichkeitsbegriffes und zur Ausbildung der experimentellen Untersuchungsmethodik. Sie hat ihre Bedeutung hauptsächlich in untersuchungstechnischer und untersuchungsanalytischer Hinsicht ausgeübt; aber als neue Evolutionstheorie kann sie nicht mehr gelten. Seitdem die großen Sprünge in der phylogenetischen Entwicklung als Ausnahmefälle anerkannt worden sind, ist die Art und Weise, wie der Personalselektion Angriffspunkte gegeben werden können, von der Mutationstheorie nicht besser aufgeklärt worden als sie es zuvor war. Außerdem wird ihre phylogenetische Bedeutung auch in einer anderen Hinsicht sehr beeinträchtigt. Es ist nämlich von verschiedenen Forschern der letzten Jahre immer mehr hervorgehoben, daß wenigstens die große Mehrzahl dieser Mutationen Verlustmutationen sind, d. h. auf Wegfall eines Erbfaktors beruhen. Baur z. B. betont dies mehrmals (1911, S. 197, 199, 202, 206: „Ganz sichere Fälle, wo eine oder mehrere Erbeinheiten neu entstanden sind, kennen wir heute noch nicht“). Es leuchtet ohne weiteres ein, daß Verlustmutationen für die progressive Entwicklung in der Natur keine Bedeutung haben können. Übrigens wird von späteren Forschern immer öfter der Verdacht ausgesprochen, es handle sich bei Mutationen des *Oenothera*-Typus um Wirkungen einer Bastardierung.

Ich bin auf diese allgemeine Besprechung der Mutationstheorie eingegangen, weil es sehr wichtig ist, daß man sich den genannten Wechsel des Mutationsbegriffes scharf vergegenwärtigt. Wir müssen genau bemerken, daß man jetzt unter „Mutation“ gar nicht mehr nur dasselbe versteht wie es de Vries tat; die jetzige Fassung des Begriffes ist eine viel weitere. Ist es nun wirklich angemessen, mit z. B. Baur jede erbliche Veränderung, die nicht durch Bastardierung entstanden ist, als Mutation zu bezeichnen? Meines Erachtens nein. Denn die Mutationstheorie soll wohl die Lehre von den Mutationen sein, aber die Lehre von den Mutationen in ihrer modernen Fassung ist eine sehr alte. Es kann keinen Sinn haben, Lamarcks, Darwins und Weismanns Theorien als Mutationstheorien zu bezeichnen, was auch niemand getan hat. Soll der Name „Mutationstheorie“ noch mit Recht bestehen können — und nichts spricht dagegen —, so muß man dem Namen „Mutation“ einen Begriff einsetzen, der dem Namen „Mutationstheorie“ passen kann, d. h. den alten, von de Vries

geschaffenen, oder vielleicht richtiger weiterentwickelten, Begriff. Als Mutation sollte daher nach meinem Dafürhalten nur die in Sprüngen geschehende, die deutlich diskontinuierliche Umbildung bezeichnet werden. Daß dabei zwischen Sprüngen und großen oder kleinen Schritten, zwischen deutlicher und undeutlicher oder gar fehlender Diskontinuität keine scharfe Grenze zu ziehen ist, tut daran nichts; es hängt davon ab, daß es auch zwischen der am deutlichsten sprungweisen Mutation und einer völlig kontinuierlichen Entwicklung kein prinzipieller Unterschied besteht, wie es unten gezeigt werden soll. Es kann somit nicht geleugnet werden, daß der Mutationsbegriff in dieser Fassung einer scharfen Begrenzung nach außen entbehren muß. Das ist aber unvermeidlich und hängt zum Teil auch davon ab, daß die Mutationen in ihrer modernen Fassung ihren Ursachen nach keine homogene Gruppe bilden dürften, was hier nicht näher zu erörtern ist.

Das der genannte Wechsel des Mutationsbegriffes auch in prioritätsprinzipieller Hinsicht sehr eigentümliche Folgen haben kann, geht aus den Untersuchungen der letzten Jahre über die Mutationen des *Oenothera*-Typus hervor. Es ist, wie genannt, immer öfter der Verdacht ausgesprochen, daß sie einer ehemaligen Bastardierung ihr Dasein verdanken. Sie sollten, wenn dieser Verdacht bestätigt wird, somit nach der Terminologie Baur's Kombinationen genannt werden; d. h. die klassischen Typen, auf welchen die Mutationstheorie begründet wurde, sollten nicht mehr Mutationen genannt werden können. Schon in der Möglichkeit einer solchen Entwicklung der Begriffe liegt zur Genüge die Behauptung begründet, daß der Begriff der Mutation und derjenige der Mutationstheorie in eine gegenseitige Disharmonie geraten sind.

Nun kann ich aus unten anzuführenden Gründen die Umbildungen bei *Limnocalanus* nicht als diskontinuierlich ansehen, kann sie somit nicht Mutationen nennen. Mit Woltereck nenne ich sie Transmutationen¹⁾.

¹⁾ Woltereck (1911, S. 143) bezeichnet damit eine erbliche Veränderung, die dann eintritt, „wenn die Reaktionsnorm in irgend einem Punkt sich ändert; dieser Vorgang wird, glaube ich, am besten mit dem alten Ausdruck „Transmutation“ bezeichnet, der ohne jede theoretische Färbung (wie sie dem kürzeren Ausdruck „Mutation“ leider angehaftet) nur die Tatsache der erblichen Reaktionsänderung, aber nichts über deren hypothetisches „Wie“ aussagt“. Obgleich somit, den Worten der zitierten Motivierung nach, „Transmutation“ jede erbliche Veränderung bezeichnen sollte, scheint jedoch der Vergleich mit der Mutation anzugeben, daß die bastardierungsbedingten Veränderungen, somit die „Kombinationen“ (Baur), nicht mit einbegriffen werden. Auf Anfrage hat mir Professor Woltereck mitgeteilt, daß dies auch seine Meinung ist. Der Ausdruck „Transmutation“ entspricht in dieser Fassung einem wahren Bedürfnis, wenigstens für diejenigen, welche nicht jede erbliche Umbildung, welche eine „Kombination“ nicht ist, Mutation nennen wollen.

Es wird besonders von Johannsen mit großer Schärfe behauptet, alle erblichen Umbildungen geschehen diskontinuierlich. Johannsen unterscheidet sehr scharf zwischen der nicht-erblichen „fluktuierenden Variabilität“ oder „Fluktuation“, welche Individuen der gleichen Art oder Rasse betrifft, und „genotypischer“ oder erblicher Variabilität, die, wie genannt, immer diskontinuierlich ist. Wie er die Grenze zwischen dem Kontinuierlichen und dem Diskontinuierlichen zieht, oder wie sie überhaupt zu ziehen ist, dafür findet man aber in seiner Arbeit keinen Anhalt.

Bevor ich weitergehe, möchte ich zum soeben erwähnten Wort „Fluktuation“ eine terminologische Bemerkung anknüpfen. Dieses Wort ist in der naturwissenschaftlichen Literatur ein sehr altes, und zwar bezeichnete es ursprünglich kleine Variationen ohne Hinsicht dazu, ob sie erblich waren oder nicht. Weismann meint mit diesem Wort sehr oft ausdrücklich erbliche aber kleine Variationen. Als nun die Mutationstheorie erschien, wurde natürlich die sprungartige Mutation mit Recht in Gegensatz zur Fluktuation gesetzt. Seither wurde anerkannt, daß die „Mutationen“ auch in sehr kleinen Schritten erfolgen können. Anstatt die konsequentere Schlußfolgerung zu ziehen, nämlich daß gewisse „Mutationen“ somit nur Fluktuationen waren, hielt man bei der früheren Auffassung vom Gegensatz zwischen den beiden Begriffen fest, und so kommt es, daß, wenn schließlich Johannsen behauptet, alle erbliche Veränderung geschehe durch Mutation, d. h. nach ihm unter Diskontinuität, so seien nach ihm die Fluktuationen niemals erblich; „Fluktuation“ und „nicht-erbliche Variation“ sind identische Begriffe geworden. Das Wort Fluktuation bekommt somit einen ganz anderen Inhalt als es seitens der früheren Erblichkeitsforscher gehabt hat. Man sieht somit, wie auch in diesem Fall der Rückzug der Mutationstheorie mit der daraus folgenden Verschiebung der Begriffe eine Verwirrung in der Terminologie mitgebracht hat. Nun ist aber leicht aus derselben hinauszukommen. Statt „Fluktuation“ sollte man die nicht erbliche Variation „Modifikation“ nennen, wie es z. B. Baur tut, und wie es auch seit langem getan ist, oder auch den Namen „Somation“ brauchen (Plate).

Ich werde unten bei den Ansichten Johannsens ziemlich ausführlich verweilen, da meine folgenden Auseinandersetzungen eben an seinen Ansichten anknüpfen müssen. Ich bin weit davon entfernt, Johannsens außerordentlich große Verdienste als Analysator der Variationsstatistik in Abrede stellen zu wollen. Aber in seiner Ver-

erbungslehre kann ich ihm zum Teil nicht folgen. Auch hat er meines Erachtens seine Arbeit im Dienste der Weismannschen Erblchkeitslehre gestellt und nicht, wie er es selbst zu meinen scheint, eine neue, zur letzteren gegnerische Theorie begründet¹⁾.

In einem sehr wichtigen Punkt hat Johannsen seine gegenüber Weismann und wohl den allermeisten Zoologen nebst vielen Botanikern abweichende Auffassung folgendermaßen formuliert (S. 322): „Aber die andere hier erwähnte, auch sehr wesentliche Auffassung der Weismannschen Schule ist die, daß — mit der in diesen Vorlesungen sonst benutzten Bezeichnung — genotypische Verschiebungen sehr allgemein vorkommen sollen, so daß genotypische Festheit eigentlich gar nicht existiert. Diese Auffassung ist ganz irrig.“ Im Gegenteil behauptet er gezeigt zu haben, daß „gerade genotypische Festheit, oder besser, feste Genotypen, als Fundamente der Erblchkeitserscheinungen sich dokumentieren“. Dies ist, wie es auch Johannsen selbst offenbar meint, eine Umschreibung seiner Diskontinuitätshypothese. Eigentlich meint er, wie er auch ausdrücklich selbst betont, nicht absolute Festigkeit, denn die Existenz der „Mutationen“ beweist ja das Gegenteil. Sondern er will gesagt haben, daß eine relative Festigkeit dadurch erreicht wird, daß die Veränderungen nur diskontinuierlich sind. Es gibt somit auch nach Johannsen genotypische Verschiebungen, aber die sind diskontinuierlich. Wenn man nun aber den Begriff der Diskontinuität in dem üblichen rein quantitativ-modalen Sinne auffaßt, so kommt man zu der auffallenden

¹⁾ Es liegt außerhalb der Aufgabe dieser Untersuchung, in diese Frage näher einzudringen. Nur mag einiges bemerkt werden. Johannsens Selektionslehre gedeiht sehr gut zusammen mit der Weismannschen (vgl. Johannsen S. 112, 161), denn der Hauptsatz des erstgenannten, daß die Selektion (Personalselektion) „nicht imstande ist, genotypische Unterschiede hervorzurufen“, ist ganz die Ansicht Weismanns (Weismann, Vorträge usw. II S. 105, 110, 111, 114 usw.). Johannsen schreibt Weismann die Auffassung einer „genotypenverschiebenden Selektionswirkung“ zu, was durchaus unberechtigt ist. Nach Weismann setzt Selektion nur unter schon anderswie fertiggebildeten Genotypen ein. Johannsen tritt (S. 322) sehr scharf der Meinung Weismanns entgegen, „zwischen Fluktuationen und Mutationen wäre kein Wesensunterschied, nur Gradesunterschied!“. Aber das, was Weismann Fluktuationen nennt — er operiert nur mit den erblichen — könnte man auch als geringfügige Mutationen im Sinne Johannsens bezeichnen, und es ist mir ganz unmöglich einzusehen, wie ein Wesensunterschied aufrecht zu halten wäre. Auf den Vorwurf gegen Weismann für seine Annahme „genotypischer Verschiebung“ (S. 323) komme ich sogleich unten zurück; auch hier steckt die Kontroverse eher in Konstruktionen als in Realitäten. In seiner Kritik der Weismannschen Determinanten- und Germinalselektionshypothese gebe ich jedoch Johannsen ganz Recht.

Folgerung, daß Weismanns sehr geringfügige genotypische Verschiebungen sogar eine größere Festigkeit bekunden als Johannsens diskontinuierliche (sprungartige) Veränderungen, wenn man nicht der Johannsenschen Auffassung auch einen temporalen Sinn beilegt: die erblichen Veränderungen erfolgen erst nach Perioden völligen Stillstehens. Es wären also die Mutationsperioden (de Vries) auch für die geringfügigen Sprünge anzunehmen. Obgleich eine derartige Auffassung von der Diskontinuität weder von Johannsen noch seinen Nachfolgern oder Gegnern, soweit ich habe finden können, deutlich ausgesprochen worden ist, muß ich unten mit ihr rechnen, da sie mir als eine völlig logische Folge der genotypischen Festigkeit scheint. Ich werde somit unten zu beiden Arten der Diskontinuität, sowohl der quantitativ-modalen als der temporalen, Stellung nehmen.

Was die erstgenannte betrifft, mag zunächst eine allgemein-prinzipielle Erörterung folgen. Ist wirklich ein strenges Auseinanderhalten kontinuierlicher und diskontinuierlicher Variation prinzipiell möglich? Mögen wir dieser Frage an Hand eines gedachten Falles etwas näher treten.

Der für eine wahrhaft kontinuierliche genotypische Veränderung denkbar günstigste Fall wäre, daß einige Generationen einer Tier- oder Pflanzenart einem unaufhörlichen und seiner Stärke nach konstanten Reiz ausgesetzt seien, der so kräftig sei, daß er im Substrat der betreffenden Organismen Veränderungen, und zwar erbliche, hervorrufe. Weiterhin sollte die obere Grenze dieser Veränderungen nicht während der Dauer der genannten Generationsreihe oder erst am Ende derselben erreicht werden, es sollte sich somit um eine Akkumulation handeln. Die Reizwirkungen würden sich nun verschiedenartig äußern, je nachdem sie einzellige oder vielzellige Organismen betreffen. Bei den Einzelligen könnte sehr wohl eine wahre Kontinuität sich äußern, denn die Umbildung eines einzelnen Individuums¹⁾, die wir uns mit Recht als kontinuierlich vorstellen dürfen, geht bei der Teilung dieses Individuums auf seine beiden Tochterindividuen über, wo eine kontinuierliche Fortsetzung folgt. Bei den vielzelligen Tieren und Pflanzen aber liegt die Sache anders. Auch hier kann eine Kontinuität angenommen werden, aber das gilt nur für die im Keimplasma sich abspielenden Vorgänge. In der Individuenreihe müssen sich die Veränderungen diskontinuierlich zeigen. Die Sache dürfe durch eine

¹⁾ Ich sehe hier davon ganz ab, daß es bei den Einzelligen keine Individuen oder Generationen im Sinne der Vielzelligen gibt; ich lasse sie durch die Teilungen begrenzt werden.

graphische Darstellung am besten hervorgehen. Stellen wir uns das Keimplasma einer Generationsreihe durch die Linie (Fläche) xy vor, und lassen wir die kleinen stehenden Linien a , b und c die Individuen der einzelnen Generationen bezeichnen. Die kontinuierliche Veränderung des Keimplasmas wird durch die kontinuierliche Dickenzunahme von xy veranschaulicht, und die von dem jeweiligen Zustand des Keimplasmas abhängende Beschaffenheit der einzelnen Generationen dadurch, daß a , b und c dieselbe Dicke bekommen wie xy an ihrer Ausgangsstelle hat. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß die Dickenverschiebung zwischen a , b und c , längs der Linie mn gemessen, diskontinuierlich erscheinen muß. Die kontinuierliche Veränderung des Keimplasmas tritt somit in den verschiedenen Generationen diskontinuierlich in die Erscheinung. Anders kann nicht geschehen. Wir kommen also zu der Schlußfolgerung, daß nur bei den Einzelligen eine genotypische Veränderung sich kontinuierlich zeigen

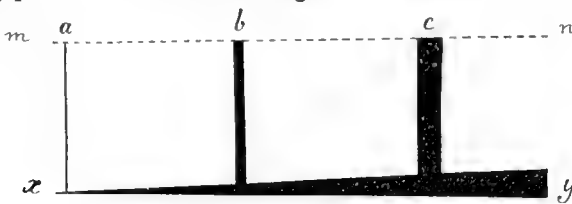


Fig. 6.

kann, bei den Vielzelligen muß sie sich immer diskontinuierlich äußern. Dies dem Prinzip nach. In der Praxis aber können natürlich bei sehr langsamer Umbildung die Stufen a , b , c einander so ähnlich sein, daß eine Kontinuität hervorgetäuscht wird. Und wenn man von einer diskontinuierlichen Veränderung einer Nachkommenreihe in Gegensatz zu einer kontinuierlichen spricht, so muß man mit der letztgenannten eine solche pseudo-kontinuierliche verstehen; sonst hätten die Bezeichnungen gar keinen Sinn, weil eine der äußeren Erscheinung nach echt-kontinuierliche Veränderung (unter den Vielzelligen) undenkbar ist.

Mir scheint somit die von Weismann und mehreren anderen Forschern vertretene Ansicht, zwischen erblichen Fluktuationen und Mutationen wäre kein Wesensunterschied, nur Gradesunterschied, als die einzig richtige. Damit verliert die ganze Frage von der diskontinuierlichen oder kontinuierlichen Variabilität ihre prinzipielle Bedeutung. Dennoch dürfte es, da die Frage noch umstritten ist, angemessen sein, die *Limnocalanus*-Umbildungen in dieser Hinsicht einer Prüfung zu unterwerfen.

Dabei müssen zunächst über die verschiedene Stellung, die eine „reine Linie“ (Johannsen) und ein Gemenge von Genotypen in dieser Hinsicht einnehmen, einige Worte gesagt werden. Es ist von Nilsson-Ehle (1911, S. 11) u. a. darauf hingewiesen worden, daß in einem solchen Gemenge „aus der Unmenge von Kombinationsmöglichkeiten schon bei einer relativ geringen Anzahl von Faktoren und dem äußerlichen Zusammenfließen der Kombinationen, so daß verschiedene Kombinationen nicht unterschieden werden können . . . die erbliche Variation möglichst kontinuierlich wird.“ Es fragt sich nun, wenn eine Kontinuität bei *Limnocalanus* zu beweisen wäre, ob sie nicht einfach durch eine solche Kombination zu erklären sei, denn es ist kaum anzunehmen, daß die *Limnocalanus*-Populationen reine Linien sind. Nun liegt es bei näherem Nachdenken auf der Hand, daß die *Limnocalanus*-Umbildungen nicht allein durch Kombinationen hergestellt worden sind, denn die mit der Zeit eingetretene Steigerung wäre dann gänzlich unbegreiflich. Es muß sich um Umbildungen handeln, welche denjenigen der reinen Linien völlig homolog sind, es müssen Transmutationen eingetreten sein.

Bei der Darstellung der Varianten von *Limnocalanus* habe ich den Nachweis geliefert, daß proportionell der Dauer des Süßwasserlebens die Umbildung der Kopfform gesteigert worden ist, wie es oben im Resümee der fraglichen Untersuchung kurz erörtert wurde. Nun ist die Formenreihe so lückenlos, wie man sie überhaupt verlangen könnte, die Sprünge zwischen den nächstliegenden Formen außerordentlich klein (vgl. Ekman 1913b, Tafel und Text). Wenn man, den obigen Auseinandersetzungen zufolge, den Begriffen „diskontinuierlich“ und „kontinuierlich“ überhaupt eine praktische Bedeutung zumessen will, so muß man gestehen, daß hier eine kontinuierliche erbliche Variation, d. h. eine genotypische Verschiebung vorliegt. Ich möchte sogar noch einen Schritt weiter nehmen. Wenn wir sehen, daß diese Verschiebung nicht nur in minimalen Schritten geschehen, sondern außerdem vom Milieu (von einer Milieuveränderung) bewirkt worden ist, und daß sie weitergeht lange nachdem das Milieu in Stillstand geraten ist, daß somit die Fortsetzung der Verschiebung keiner weiteren Veränderung im Milieu ihr Dasein verdankt, so liegt die Schlußfolgerung nahe, daß im Keimplasma eine wirklich kontinuierliche Umbildung geschehen ist, ähnlich der graphischen Darstellung S. 73. Denn was könnte bei milieubedingter Umbildung und bei gleichem Milieu den Anstoß zum sprungweisen Umbildungsvorgang abgeben?

Auch nicht in zeitlicher Hinsicht scheint mir irgendeine Wahrscheinlichkeit für Diskontinuität vorzuliegen, und zwar aus denselben Gründen. Wenn die Umbildung milieubedingt, und wenn während der ganzen Zeit der Umbildung keine für sie in Frage kommende Milieuveränderung stattgefunden hat, wie wäre dann die Umbildung ruckweise geworden? Wir sind damit zur oben erwähnten zweiten Art der Diskontinuität, zur temporalen, hinübergekommen und haben gefunden, daß auch diese nicht auf den vorliegenden Fall zu beziehen ist. *Limnocalanus macrurus* liefert daher das Beispiel einer sowohl in quantitativ-modaler als in temporaler Hinsicht kontinuierlichen genotypischen Verschiebung.

Es liegt offenbar kein Grund vor, anzunehmen, daß die übrigen Fälle der Akkumulation in bezug auf die physiologischen Umbildungsvorgänge des Keimplasmas sich anders als *Limnocalanus* verhalten. Auch hier ist allem Anschein nach eine echt-kontinuierliche Verschiebung vorhanden.

Als ein Anzeichen dafür, daß auch solche Umbildungen, welche morphologisch scharf diskontinuierlich aussehen, eigentlich völlig kontinuierlich sein können, indem sie der Ausdruck ganz kontinuierlicher physiologischer Vorgänge sind, möchte ich auf Haeckers sehr instructive Befunde über gewisse Radiolarien hinweisen (1908, S. 660, 1909, S. 461—462, 1912, S. 298). Für die Möglichkeit einer kontinuierlichen Entwicklung spricht sich auch Woltereck (1909) entschieden aus, obgleich ein strikter Beweis nicht zu erbringen war, daß es sich bei seinen Versuchstieren um erbliche Veränderungen handle; jedoch dürfte es kaum zweifelhaft sein, daß die erblichen Umbildungen in der Natur, die ganz ähnlich aussehen, auch in derselben Weise zustande gekommen sind. Auf Grund seiner äußerst gewissenhaften und umfangreichen, schon klassisch gewordenen experimentellen Untersuchungen über die Variabilität des Koloradokäfers (*Leptinotarsa decemlineata*) ist auch Tower (1906, S. 314) zu folgender Auffassung gekommen: "I am therefore of the opinion, that the evolution of the genus *Leptinotarsa*, and of animals in general, has been continuous and direct, developing new species in migrating races by direct response to the conditions of Existence." Für die Unmöglichkeit, kontinuierliche und diskontinuierliche Variabilität scharf auseinanderzuhalten, haben sich auch mehrere andere Forscher, namentlich Semon, ausgesprochen¹⁾.

¹⁾ Semon kommt zu seiner Auffassung auf einem ganz anderen Weg als dem von mir betretenen, indem er die Erscheinungen von seinem „mnemischen“ Standpunkt aus betrachtet.

Die von den soeben genannten Forschern und von mir vertretene Ansicht müßte indessen fallen, wenn ein stichhaltiger Beweis dafür vorgebracht wäre, daß alle erbliche Variation diskontinuierlich geschehe. Johannsen meint auch einen solchen geliefert zu haben, und es ist daher notwendig, denselben hier zu prüfen.

Johannsen ist zu seinen Schlüssen durch seine sehr ausgezeichneten Selektionsversuche mit verschiedenartigen Populationen gekommen. Bei vielen unter ihnen konnte durch Selektion eine Verschiebung der erblichen Eigenschaften in der Selektionsrichtung scheinbar hervorgerufen werden, aber Johannsen konnte nachweisen, daß es in diesen Fällen sich um genotypisch nicht einheitliche Populationen, um Gemenge von Genotypen, handelte. Die Selektion erbrachte nur eine Sortierung der Genotypen, deren erbliche Natur natürlich nicht von der Selektion beeinflußt worden war. Es sei nebenbei bemerkt, daß diese Entdeckung in keiner Weise mit der Auffassung Weismanns kontrastiert. Wenn Johannsen aber mit „reinen Linien“, d. h. mit genotypisch einheitlichen Beständen operierte, so konnte keine dauerhafte Verschiebung erbracht werden. Wenn er z. B. in einer durch Selbstbefruchtung hergestellten reinen Linie von Bohnen die schwersten Samen herauspflückte und sie zu neuen Pflanzen heraufzog, so erwies sich das Samengewicht der neuen Pflanzen durchschnittlich nicht größer als das der Muttergeneration. Aus diesem und ähnlichen Befunden zieht er nun den Schluß, daß überall, wo „wirklich exakte Analyse“ hat durchgeführt werden können, genotypische Festigkeit sich zeigt.

Eine strenge Logik läßt nun aber offenbar nur den Schluß zu, daß genotypische Verschiebung sich nicht deutlich zeigte. Ob eine sehr geringe Verschiebung vorhanden war oder nicht, darüber sagt das Experiment nichts. Die große Bedeutung, die die Nachfolger Johannsens seinen Resultaten in allgemeiner Hinsicht beigelegt haben, dürfte teilweise damit im Zusammenhang stehen, daß das Wort „exakte Forschungsmethode“ u. dgl. sich sehr fähig gezeigt hat, einen suggestiven Einfluß auszuüben; es ist zu einem Schlagwort geworden, aber wie andere Schlagwörter schießt es öfters übers Ziel. In dem uns hier beschäftigenden Fall war die Methode zwar bis zu einem gewissen Grad sehr exakt, aber nur in ihrem eigenen Gebiet. Wenn man minimale Gewichtsunterschiede mit groben Wagen zu wägen versucht, so wird die Methode sogleich unexakt. So auch hier. Über das eventuelle Vorhandensein oder Fehlen einer minimalen genotypischen Verschiebung belehrt das Experiment gar nichts, wir

können eine solche auf Grund desselben weder behaupten noch verneinen. Die Experimente Johannsens haben nur gezeigt, daß bei ihnen keine sprunghafte genotypische Veränderung nachweisbar wurde. So wichtig auch seine Befunde für die Methodik der Variationsuntersuchung sind, so wenig sind sie zu weitgehenderen prinzipiellen Schlüssen verwendbar. Daß eine genotypische Verschiebung in sehr beträchtlich größeren Schritten als die *Limnocalanus*-Umänderung vor sich gehen muß, um mit der Johannsenschen „wirklich exakten Analyse“ nachweisbar zu werden, liegt ohne weiteres auf der Hand.

Es versteckt sich übrigens in der Schlußfolgerung Johannsens ein zweiter Fehler. Gesetzt, es wäre bewiesen, daß bei den soeben erwähnten Bohnen und bei den übrigen Versuchspflanzen Johannsens eine genotypische Festigkeit vorliege, so wäre doch damit bei weitem nicht bewiesen, daß genotypische Verschiebungen in der Natur nicht existieren. Bei *Limnocalanus* sind letztere durch eine Milieuveränderung eingeleitet worden, aber im Meere, wo keine solche Veränderung eingetreten ist, herrscht allem Anschein nach genotypische Festigkeit, es treten nicht einmal bemerkbare Modifikationen auf. Die Beziehung auf die Lehre von der genotypischen Festigkeit läßt sich unschwer durchführen.

Dazu kommt noch ein dritter Umstand. Es kann nicht zu scharf hervorgehoben werden, daß wir dem physiologischen Vorgang eine weit größere Aufmerksamkeit schenken müssen, als es bisher getan ist, wenn wir die diesbezüglichen Verhältnisse richtig beurteilen wollen. Denn das Physiologische ist der Regel nach das Primäre, das Morphologische das Sekundäre. Zwar kennen wir bei weitem nicht den physiologischen Vorgang bei der Milieuinduktion und der Vererbung, aber es fällt mir schwer, ihn wenigstens bei direkter Induktion der Keimzellen als diskontinuierlich aufzufassen. Jedenfalls können wir nicht wissen, ob eine morphologische Diskontinuität in einer physiologischen Diskontinuität oder ob sie vielleicht in einer physiologischen Kontinuität ihren Grund hat. Und wenn letzteres in einem gegebenen Fall wirklich vorläge, sind wir entschieden nicht berechtigt, zu behaupten, daß alle physiologische Kontinuität diskontinuierlich in die Erscheinung trete. Auch wenn Hunderte von Fällen einer morphologischen Diskontinuität und kein Fall einer Kontinuität vorlägen, wären wir nicht einmal zu der Behauptung berechtigt, daß die Diskontinuität in der Natur gewöhnlicher sei als die Kontinuität; denn eben die Diskontinuität ist meßbar, die Kontinuität aber nicht. Es ist ein Zusammentreffen von nur ausnahmsweise vorkommenden,

günstigen Umständen vonnöten, wenn eine Kontinuität als sicher gestellt wird vorgelegt werden können.

Auch vom Falle *Linnocalanus* abgesehen, ist somit die Frage nach kontinuierlicher oder diskontinuierlicher Entwicklung ganz belanglos; sie basiert nicht auf dem Nachweis eines tatsächlich vorhandenen, natürlichen Kontrastes, sondern auf einer verfehlten theoretischen Konstruktion. Letztere ist dadurch entstanden, daß man der sprungartigen Entwicklung eine zu allgemeine Bedeutung zugeschrieben hat; sie ist eine Reminiszens vom ersten Stadium der Mutationstheorie.

*

*

*

Es ist in der letzten Zeit immer öfter die Ansicht ausgesprochen worden, daß die Mutationen von Milieuveränderungen abhängig sind (z. B. von Johannsen S. 446, 449, 464). Obwohl wir darüber sehr wenig mit Bestimmtheit aussagen können, steht jedoch fest, daß einige, z. B. die Towerschen, Mutationen Veränderungen im Milieu ihre Entstehung verdanken. Dasselbe gilt natürlich auch von den akkumulatorischen Umbildungen; wurde doch die Definition derselben eben mit Hinsicht dazu formuliert. Unter den Akkumulationen befinden sich nun teils deutlich diskontinuierlich verlaufende, z. B. bei *Alytes* in den Experimenten Kammerers, teils scheinbar kontinuierliche, z. B. bei *Linnocalanus*, teils echt-kontinuierliche, z. B. bei den Bakterien der Coligruppe in den Experimenten Burris (vgl. unten S. 92). Zwar dürften nicht alle Mutationen ihren Ursachen nach gleichwertig sein, aber es dürfte jedoch feststehen, daß sowohl gewisse diskontinuierliche als gewisse kontinuierliche erbliche Variationen in Milieuveränderungen eine gemeinsame Ursache haben können. Unter dieser Voraussetzung würde man die milieubedingten erblichen Variationen in einem natürlichen System folgendermaßen zusammenstellen können:

1. Die Grenze der Umbildungsfähigkeit wird nicht in einer Generation erreicht, sondern dazu ist die Gesamtdauer mehrerer Generationen nötig: Akkumulation.
 - A. Die Umbildung geht langsam: bei den Einzelligen wird eine echt-kontinuierliche, bei den Vielzelligen eine pseudo-kontinuierliche Verschiebung die Folge.
 - B. Die Umbildung geht rascher: bei den Einzelligen entsteht auch jetzt eine kontinuierliche, bei den Vielzelligen dagegen eine mehr oder weniger deutlich diskontinuierliche Umbildung.

2. Die Grenze der Umbildungsfähigkeit wird in einer einzigen Generation erreicht: Mutation (im Sinne von de Vries) und geringfügigere Transmutation.

Diese drei Kategorien gehen ineinander lückenlos über. Besonders möchte ich ausdrücklich betonen, daß zwischen ihnen keine prinzipielle Verschiedenheit besteht.

Diese Einteilung kann natürlich nur einen provisorischen Wert haben, und ich bin mir wohl bewußt, daß gar nicht alle Formen der erblichen Variation in das Schema einzustecken sind, wie es auch soeben angedeutet wurde. Besonders will ich hier sogleich bemerken, daß allem Anschein nach mehrere Mutanten nur scheinbar in die zweite Gruppe gehören. Einige verdanken ihre Entstehung einer Bastardierung oder Bastardespaltung und gehören somit zu diesem Schema nicht. Bei anderen, und zwar milieubedingten, geschah freilich der Vorgang so, daß sie mit einem Schlag ihrer Muttergeneration unähnlich wurden, aber da das Milieu keiner merkbaren Veränderung unmittelbar vor der Mutation ausgesetzt worden war, liegt der Verdacht nahe, daß es sich hier um eine Akkumulation handelt, die schon während vieler Generationen physiologisch fortgeschritten war, obgleich sie ihren morphologischen Ausdruck erst spät bekam, vielleicht infolge einer inneren Spannung, die zuerst zu überwinden war. Dies ist natürlich zunächst eine bildliche Rede. Aber daß in ihr eine Wahrheit stecken kann, beweisen die von Haecker (u. a. 1912, S. 297) an den Radiolarien gemachten Befunde, auf die ich soeben in anderem Zusammenhang hingewiesen habe. Die soeben erwähnte Möglichkeit einer Verschiedenheit zwischen dem physiologischen Verlaufe und der morphologischen Erscheinung ist meines Erachtens bisher allzuwenig beachtet worden. Es muß aus diesem Grunde vorläufig dahingestellt werden, ob die Zwischenzeiten zwischen den Mutationsperioden — wenn letztere überhaupt vorkommen (vgl. Baur S. 196) — oder, vielleicht richtiger ausgedrückt, die nächste Zeit vor einer Mutation wirklich durch Stillstand des genotypischen Zustands gekennzeichnet ist.

Auf Grund unserer jetzigen Kenntnis von den erblichen Umbildungen kann man, wie ich sehr bestimmt meine, die während der letzten Jahre sehr eifrig diskutierte Frage: geschieht die phylogenetische Entwicklung kontinuierlich oder diskontinuierlich? als erledigt betrachten. Es gibt genotypische Verschiebungen. Genotypische Festigkeit gibts gewiß auch zu gewissen Zeiten bei gewissen Arten oder Rassen; diese Festigkeit ist aber nicht

nur in der Natur dieser Arten oder Rassen begründet, sie hängt wenigstens oft von einer relativen Festigkeit des Milieus ab. Genotypische Festigkeit, die übrigens nur relativ sein kann, und genotypische Verschiebung sind nicht streng auseinanderzuhalten, sie fließen ineinander über. Die Frage, ob eine erbliche Veränderung zu den kontinuierlichen oder den diskontinuierlichen gerechnet werden soll, kann somit in manchen Fällen nicht bestimmt beantwortet werden. Es liegt auch ihrer Beantwortung kein größeres Gewicht bei. Denn die genannte Frage beschäftigt sich nur mit der äußeren Erscheinung eines inneren Vorganges. Das prinzipiell Wichtige, das uns zu einem volleren Verständnis der Entwicklung in der lebenden Natur führen kann, ist eine Untersuchung der inneren Vorgänge; die äußere Erscheinung interessiert uns hauptsächlich, insofern sie uns über das Innere unterrichten kann.

e) Weiteres über die Natur der Umbildungen.

Zwecks einer Beurteilung, welche Bedeutung man im übrigen den *Linnocalanus*-Umbildungen zuschreiben kann, mögen wir zunächst nachdenken, wie sich die neu aufgetretenen Eigenschaften zu den alten verhalten. In dieser Hinsicht können wir sie in zwei Kategorien verteilen.

Zur einen gehört eine Eigenschaft, deren wir in der vorhergehenden Darstellung nicht gedacht haben, nämlich die geringe Körpergröße der Süßwasserformen. Diese ist offenbar eine Hemmungserscheinung, dadurch verursacht, daß das neue Milieu, wohl sicher wegen des Salz-mangels, ungünstiger als das ursprüngliche gewesen ist. Wir finden ein deutliches Gegenstück hierzu bei anderen marinen Relikten der nordeuropäischen Gewässer, wie *Cottus quadricornis* L., *Idothea entomon* L., *Gammaracanthus loricatus* (Sabine) f. *lacustris* Sars¹⁾, *Mysis oculata* Fabr. f. *relicta* Lovén¹⁾ und *Mysis mixta* Lilljeb. f. *maelarensis* Ekman. Dieselben sind nämlich gegenüber ihren marinen Stammformen durch kleinere Körpergröße ausgezeichnet, wenigstens *Cottus* und die beiden *Mysis*-Formen, außerdem durch andere, in eigentlicherem Sinn morphologische Merkmale, welche ebenfalls als Hemmungserscheinungen oder regressive Eigenschaften gedeutet werden müssen (vgl. Ekman 1913a). Diese Hemmungserscheinung bei *Linnocalanus* soll

¹⁾ Die Gründe, weshalb ich diese Relikte nicht wie die meisten modernen Zoologen als besondere Arten betrachte, habe ich an anderem Orte angeführt (1913a, S. 549).

hier nicht näher verfolgt werden; nur sei bemerkt, daß sie keine Beziehung zur Dauer des Süßwasserlebens aufweist. Denn die Tiere aus dem Mjösen und diejenigen aus dem Mälaren kommen einander bezüglich der Größe ziemlich nahe, obgleich ihr Alter als Süßwassertiere äußerst verschieden ist, und umgekehrt sind z. B. die als Süßwassertiere etwa gleichaltrigen Typen aus dem Siljan und dem Mjösen ziemlich verschieden groß. Der sehr junge Süßwassertypus aus dem Pesčanoje-See auf der Insel Kolgujev im russischen Eismeer gehört zu den kleineren, usw. (vgl. Ekman 1913 b). Es würde somit der Nachweis geführt werden können, daß die Hemmungsumbildungen bei *Limnocalanus* nicht akkumulativer Natur sind. Ob der Unterschied, der in dieser Hinsicht zwischen ihnen und den Umbildungen in der Kopfform besteht, von größerem theoretischem Interesse ist, muß



Fig. 7 und 8. Dorsalkonture des Cephalothorax von *Limnocalanus grimaldii* aus dem Bottnischen Meerbusen.

Fig. 7: Junges Tier, 90×1 . Fig. 8: Erwachsenes Weibchen, 90×1 .

dagegen zurzeit dahingestellt werden, denn wir wissen gar nicht, ob die genannten Hemmungserscheinungen erblich sind.

Zur zweiten Kategorie gehören die Neuigkeiten in der Kopfform. Wären auch sie als Hemmungserscheinungen aufzufassen, als Resultate einer Zuwachshemmung, so müßten wir erwarten, sie auch bei den Jungen der nicht gehemmten *grimaldii*-Formen auffinden zu können. Ich habe auch Gelegenheit gehabt, solche zu untersuchen. Eine Abbildung eines halberwachsenen Individuums vom Bottnischen Meerbusen ist in Fig. 7 geliefert. Bei einem Vergleich mit Fig. 8 erhellt sofort, daß die jungen und die erwachsenen Tiere der *grimaldii*-Form etwa dieselbe Kopfform haben: die Scheitelhöhe des Jungen ist klein, ihr Wert in Prozent der halben Vorderkopflänge ist nur 109, somit sogar etwas niedriger als der Mittelwert der erwachsenen Tiere (vgl. Ekman 1913 b). Die Höhenlage des Scheitels hat den Prozentwert — 8,

was keine allzu große Abweichung vom Mittelwert — 17 bei den Ausgewachsenen ist, und der Stirnwinkel ist wenigstens ebenso gut ausgebildet als bei den letztgenannten. Auch nicht in der Meinung, daß sie ein palingenetischer Charakter sei, ist die neue Kopfform regressiv. Wenigstens ist unter den nächsten Verwandten der Art kein Anzeichen dafür zu finden, daß ein hoher Vorderkopf etwas Ursprüngliches sei, im Gegenteil scheint ein niedriger Vorderkopf allen anderen Centropagiden gemeinsam zu sein, und zwar ist die Form bei der Gattung Centropages, die *Linnocalanus* am nächsten steht, fast ganz dieselbe wie bei *L. grimaldii*. Die Veränderungen in der Kopfform repräsentieren somit eine völlig neue Eigenschaft.

Dies ist besonders hervorzuheben. Denn es interessiert uns in der vorliegenden Untersuchung nicht vor allem die Frage, wie genotypische Verschiebung zustande kommen kann, sondern die Frage, in welcher Weise die Entwicklung in der freien Natur angebahnt wird. Nun ist es, wie oben kurz erwähnt wurde, besonders von Baur (über andere Verfasser siehe Haecker 1912, S. 300) sehr nachdrücklich hervorgehoben, daß wenigstens die große Mehrzahl, vielleicht alle, der sicher analysierten Mutationen Verlustmutationen sind, die durch Wegfall eines Erbfaktors entstanden sind. Daß solche für die progressive Entwicklung in der Natur keine Rolle spielen können, leuchtet ja ein. *Linnocalanus* bietet das erste Beispiel einer genotypischen Veränderung, wo das Auftreten einer **neuen** Eigenschaft verfolgt werden konnte.

Unter denselben Gesichtspunkt fällt auch eine andere Verschiedenheit gegenüber manchen der zuvor analysierten erblichen Veränderungen, nämlich den durch Zuchtversuche erzielten. Es wurden dabei fast immer vom Experimentator kräftigere Reize an die Versuchstiere ausgeübt, als sie in der freien Natur vorkommen, gewöhnlich sehr erheblich kräftigere. Wenn man z. B. die Einwirkung höherer Temperatur prüfen will, so ist man, um sichtbare Resultate zu bekommen, gezwungen, extrem erhöhte Temperatur zu gebrauchen, und man bekommt dadurch, wenn der Versuch positiv ausfällt, in einer oder wenigen Generationen Veränderungen der Versuchspflanze oder des Versuchstieres, welche bei den in der freien Natur vorkommenden mäßigen Temperaturschwankungen erst nach einer großen Zahl von Generationen eintreten würden. Die Möglichkeit kann nicht verneint werden, daß der physiologische Vorgang in beiden Fällen ein etwas verschiedener ist. Diese Vermutung liegt sehr nahe, wenn man bedenkt, daß in vielen Zuchtversuchen die Milieuveränderung so

sehr gesteigert wurde, daß sie die Grenze fast erreichte, wo sie das Versuchsobjekt bis zur Vernichtung induziert hätte. Es scheint mir nicht nur möglich, sondern sogar sehr wahrscheinlich, daß bei solchen extremen Milieuveränderungen auch Nebenreaktionen, vielleicht rein pathologischer Natur, eintreten können, welche bei mäßigen (natürlichen) Einwirkungen ausbleiben, und welche das Endresultat in der einen oder der anderen Richtung beeinflussen. Ich will mit diesen Worten natürlich die im Laboratorium ausgeführten Versuchen bei weitem nicht den Wert absprechen; habe ich sie doch oben zur Stütze meiner eigenen Hypothesen herangezogen. Nur will ich behaupten, daß sie in anderer Weise zu verwerthen sind als die von der Natur selbst ausgeführten, wie sie in der *Limnocalanus*-Reihe vorliegen. Die extreme Kulturinduktion ist vor allem deshalb eine besonders wichtige Forschungsmethode, weil sie in manchen, vielleicht den allermeisten Fällen die einzig mögliche ist, die einzige, welche deutlich nachweisbare Ausschläge gibt. Auch hat sie uns zweifelsohne gezeigt, daß veränderte Lebenslage erbliche Veränderungen hervorrufen kann. Wenn man aber die Frage zu beantworten sucht, ob die durch die übertriebene Kulturinduktion gewonnenen Resultate auch den Wirkungen der Naturinduktion ganz homolog sind, so steht man, den soeben erörterten Bedenken zufolge, auf etwas unsicherem Boden. Es muß natürlich ein großer Vorteil darin liegen, der freien Natur die in ihr bei der Artbildung sich abspielenden Vorgänge direkt ablesen zu können, und zwar ist dieser Vorteil ein doppelter. Einmal sind die gewonnenen Resultate bei phylogenetischen Spekulationen direkt zu verwerthen, zweitens kann ein Vergleich mit den der Kulturinduktion abgewonnenen Resultaten zeigen, ob und in welcher Weise diese mit den erstgenannten zu homologisieren sind. Die Naturinduktion kann somit und muß auch eine ganz notwendige Kontrollprobe leisten. Eine solche war bisher nicht erbracht. Es wurde bei früheren Erörterungen über die entwicklungstheoretische Bedeutung der Experimente immer die Voraussetzung gemacht, dieselben Vorgänge, welche sich bei extremer Veränderung der Lebenslage äußern, treten auch in der freien Natur bei mittlerer oder vielleicht minimaler Veränderung ein, obgleich in sehr schwächerem Grad. Diese Voraussetzung fällt zwar a priori ganz plausibel vor, es dürfte aber gar nicht unwichtig sein, daß die *Limnocalanus*-Umbildungen gezeigt haben, daß sie für gewisse Fälle auch tatsächlich richtig ist. Wir können somit folgende zwei Sätze feststellen: Nicht nur extreme, sondern auch mäßige Milieu-

veränderungen können erbliche Umbildungen hervorrufen. Eine während mehrerer Generationen fortlaufende Akkumulation derselben kann durch einmaliges Auftreten nicht nur einer extremen Milieuveränderung in Zuchtversuchen, sondern auch einer sehr mäßigen Milieuveränderung in der Natur herbeigeführt werden, und zwar kann sie hier während Tausenden von Generationen fortsetzen.

*

*

*

Nach der bisher gebrauchten Terminologie würde man die Akkumulationserscheinung als ein Beispiel von Vererbung „erworbener Eigenschaften“ auffassen können. Die Kopfumbildung bei *Limnocalanus* wurde durch Milieuveränderung erworben und sie ist erblich fixiert. Nichtsdestoweniger steht die ganze Erscheinung mit der Weismannschen Theorie von der Nichtvererbbarkeit erworbener Eigenschaften gut im Einklang. Denn der genannte Ausdruck ist ein zweideutiger, er umfaßt sowohl Erwerbung der vom Soma erworbener Eigenschaften (der funktionellen Abänderungen) und Erwerbung der vom Keimplasma erworbenen Eigenschaften. Nur gegen die erstgenannte Möglichkeit spricht sich Weismann aus, die letztgenannte nimmt er unbedingt an, z. B. in seiner induzierten „Germinalselektion“ (besser: „Germinalinduktion“, vgl. S. 65). Bei der Akkumulation liegt nun offenbar der letztere Fall vor. Ob bei *Limnocalanus* eine sogenannte Parallelinduktion, d. h. eine gleichsinnige Beeinflussung sowohl der Körper(Soma-)zellen als der Keimzellen, oder ob eine somatogene Induktion der Keimzellen, oder ob endlich nur eine direkte Induktion derselben, eine elementarenergetische Induktion nach Semon (1910) vorliegt, wissen wir nicht, haben auch keine Möglichkeit, diese Frage künftig beantworten zu können, denn dazu müßte offenbar untersucht werden, in welcher Weise der Salzangel während der Dauer einer einzigen Generation das Soma eines Individuums beeinflußt. Nach den vorherigen Auslegungen ist es aber ohne weiteres klar, daß eine solche Beeinflussung, wenn sie auch vorhanden wäre, so klein sein muß, daß es uns unmöglich wäre sie zu entdecken. Nur die Induktion der Keimzellen ist zu konstatieren.

*

*

*

Die Selektionslehre wird in zweierlei Hinsicht von der Akkumulationstheorie betroffen. Den Erörterungen S. 52 folgend, wo die

diesbezüglichen Verhältnisse speziell in bezug auf *Limnocalanus* diskutiert wurden, können wir zwei Fälle unterscheiden: entweder verhält sich die betreffende Population gegenüber dem einwirkenden Reiz genotypisch homogen oder auch genotypisch inhomogen. Betrachten wir zunächst den erstgenannten Fall.

Wenn in einer genotypisch einheitlichen — oder einer im übrigen inhomogenen aber in bezug auf den fraglichen Reiz homogenen — Population ein wegen Milieuveränderung neu eintretender Reiz zu wirken beginnt, und wenn ferner dadurch eine akkumulative erbliche Umbildung erreicht wird, so wird letztere sich immer steigern, mag sie der Art nützlich, schädlich oder ganz indifferent sein. Geht sie in schädlicher Richtung fort, so muß eine Zeit kommen, wenn sie Selektionswert bekommen hat. Da muß sie zur Ausrottung der Art führen. In diesem Falle treibt die Akkumulation die Art oder Rasse mit innerer Notwendigkeit zur Vernichtung. Entweder leistet die Selektion gar nichts oder sie rottet gänzlich aus. Zwar dürften in der Natur äußerst wenige Populationen — bei geschlechtlicher Fortpflanzung vielleicht keine, denn die Natur arbeitet bei dieser Fortpflanzungsweise wohl nie mit „reinen Linien“ — sich gegenüber allen Reizen einsartig verhalten, aber in bezug auf einen einzelnen Reiz dürfte dies gar nicht selten vorkommen. Wahrscheinlich ist *Limnocalanus* dafür ein Beispiel. Ich möchte glauben, daß unter den ausgestorbenen Tier- und Pflanzenarten gar nicht wenige einer solchen unzweckmäßigen Akkumulation ihre Vernichtung verdanken.

Bei einer genotypisch inhomogenen Population muß das Resultat anders ausfallen. Bekanntlich ist mehrmals der Einwand gegen den Darwinschen Selektionsgedanken gemacht, daß diejenigen kleinen erblichen Abweichungen zwischen den verschiedenen Individuen, die der Natur für ihre Selektion zur Verfügung stehen, der Regel nach viel zu klein sind, als daß sie Selektionswert besitzen könnten. Wenn man auch, meinen oben (S. 44) gelieferten Auseinandersetzungen zufolge, in einem gegebenen Fall oft nicht bestimmt behaupten kann, eine Abweichung sei zu klein, um ihrem Träger im Kampf ums Dasein verhängnisvoll oder vorteilhaft zu werden, so ist jedoch nicht zu verneinen, daß der genannte Einwand die Tragweite der Selektionstheorie sehr einschränkt. Bei der Annahme einer Akkumulation in einer in bezug auf den umbildenden Reiz inhomogenen Population liegt die Sache anders. Die genotypische Inhomogenität bewirkt, daß der fragliche Reiz einen Teil der Population in einer Weise, einen

zweiten Teil in einer zweiten Weise, einen dritten in einer dritten Weise usw. umbildet. Wenn nun auch die Milieuveränderung (der Reiz) nicht die erste oder die ersten Generationen so stark zu beeinflussen vermag, daß die neuen Eigenschaften der Selektion Angriffspunkte darbieten, so kann jedoch ein solcher Zustand wegen der Akkumulation einmal eintreten. Auch bei anfangs minimalen, der Selektion völlig wertlosen Umbildungen kann somit die Selektion mit der Zeit Angriffsmöglichkeit bekommen, denn die Akkumulation kann die Umbildungen sehr erheblich verstärken. Durch diesen Befund erfährt die Selektionstheorie meines Erachtens eine sehr wesentliche Kräftigung.

B. Allgemein evolutionstheoretische Folgerungen.

Die Frage nach der Entstehungsweise der erblichen Umbildungen bei den Organismen dürfte durch die Tatsachen der Akkumulation und der kontinuierlichen erblichen Veränderungen ihrer Beantwortung etwas näher getreten sein. Bisher hat man, was die letzten Jahre betrifft, hauptsächlich der Umbildung infolge von Bastardierung die Aufmerksamkeit zugelenkt, was eine natürliche Folge der Entdeckung der Mendelschen Vererbungsgesetze ist. Diese Umbildungen sind aber offenbar sekundärer Natur, sie schaffen nichts Neues, sie bewirken nur neue Kombinationen alter Eigenschaften (Erbeinheiten). Wie groß auch ihre Bedeutung für ein Verständnis der Entstehung des Artbildes sein mag, sie können doch nicht die einzige Ursache sein, sie können vor allem keine Erklärung dafür leisten, weshalb in der paläontologischen Entwicklung die einfacheren Formen zuerst, die spezialisierten sukzessiv später aufgetreten sind. Die primäre Ursache kann nicht in einer Herschaffung von Neukombinationen liegen, sie muß in einer Umbildung der Erbeinheiten selbst gesucht sein. Es sind auch mehrere allbekannte Theorien zur Entstehung dieser Umbildungen aufgestellt worden. Es kann hier genügen die Lamarcksche, diejenige Weismanns von der Germinalselektion, die Orthogenesetheorie Nägelis und seiner Nachfolger und die Engrammtheorie Semons (eigentlich ist Hering der Begründer dieser Theorie; vgl. S. 97) zu nennen, wo zugefügt werden mag, daß durch verschiedene experimentelle Befunde, vor allem diejenigen Towers, der sichere Beweis erbracht worden ist, daß Milieuveränderungen erbliche Veränderungen hervorrufen können, sei es in der einen oder der anderen Weise (somatogene oder direkte keimplasmatische Induktion).

Besonders mit Hinsicht dazu, daß es bisher nicht gelungen ist, auf experimentellem Weg Veränderungen hervorzuschaffen, welche in ganz einwandfreier Weise als neue Eigenschaften zu deuten sind, wird aber allgemein zugegeben, daß die Entstehungsweise der neuen Eigenschaften zurzeit unbekannt ist.

Die Bedeutung der an *Limnocalanus* gewonnenen Befunde scheint mir in dieser Hinsicht eine doppelte zu sein: erstens ist es gezeigt worden, daß eine unzweifelhaft neue Eigenschaft wegen einer Milieuveränderung zustande gekommen ist, und zweitens geht hervor, daß es eine große Übereinstimmung gibt zwischen den somatischen und den keimplasmatischen Umbildungen. Bevor wir in diese Frage näher einzudringen versuchen, dürfte es angemessen sein, uns über die Natur der diesbezüglichen Veränderungen möglichst klar zu machen.

Durch die während der letzten Jahre vorgenommene Analyse der Vererbungerscheinungen ist immer mehr ein Satz als wohlbegründet festgestellt worden, dessen Inhalt zwar auch zuvor nicht ganz verkannt war, dessen Formulierung aber einen sehr wesentlichen Fortschritt bezeichnet, indem sie den festen Grund künftiger Forschungen uns deutlich vor die Augen stellt; sie lautet: vererbt wird nicht eigentlich eine äußere Eigenschaft (Form, Farbe usw.), sondern eine Reaktionsnorm (Woltereck) oder Reaktionsfähigkeit (Baur)¹⁾, kraft deren sich der Organismus gegenüber bestimmten Außenbedingungen in bestimmter Weise verhält. „Was wir als äußere Eigenschaften mit unseren Sinnen wahrnehmen, ist nur das Resultat dieser Reaktion auf die zufällige Konstellation von Außenbedingungen, unter denen das untersuchte Individuum sich gerade entwickelt hat“ (vgl. Baur 1911 S. 5; O. Hertwig 1906 S. 621, Johannsen 1911, Woltereck 1909, 1911, Haecker 1912, Semon 1912).

Nicht nur bezüglich der Erblichkeit aber kann man von einer Reaktionsnorm reden; eine solche besitzt nicht nur das Keimplasma, sondern natürlicherweise auch das Soma. Eine Änderung der Reaktionsnorm kann auch sowohl im Soma als im Keimplasma eintreten.

Änderungen der somatischen Reaktionsnorm sind seit alten Zeiten bekannt, obgleich nur wenig beaufmerksam, denn für die immer mehr in den Vordergrund getretene Erblichkeitsforschung haben sie

¹⁾ Ich bediene mich im folgenden, wie ich es auch oben getan habe, des Ausdrucks Reaktionsnorm, weil dieser dem Begriff besser entspricht als der andere. Es handelt sich nämlich offenbar nicht um die Reaktionsfähigkeit im allgemeinen, sondern um die Art und Weise, worin sie sich äußert.

keine direkte Bedeutung. Es ist ja eine längst bekannte Tatsache, daß, um einen gemeinverständlichen Ausdruck zu gebrauchen, eine individuelle Anpassung eine gewisse Zeit braucht, um völlig ausgebildet zu werden. Das kann nichts anderes bedeuten, als daß die Reaktionsnorm in einem späteren Stadium eine andere geworden ist, als sie es in einem früheren war. Die Sache ist zwar allgemein bekannt, dürfte aber durch ein konkretes Beispiel am besten beleuchtet werden; wir können dasselbe den vorher erwähnten Experimenten Kammerers mit *Alytes* entnehmen. Durch Haltung in übernormaler Temperatur wurden die Geburtshelferkröten gewöhnt, das Wasser lieber als im normalen Zustand aufzusuchen, und sie behielten diese Gewohnheit auch bei ihrer Begattung bei. Die Versuche des Männchens, die Eier an die Beine zu befestigen, blieben dann erfolglos, denn die Klebrigkeit der Eigallerte ging infolge des Aufquellens im Wasser verloren. Mit der Zeit änderte sich aber das Verhalten der Männchen. „Schon während der zweiten Laichperiode, noch mehr bei der dritten und in vollendeter Weise bei den folgenden Laichperioden zeigte es sich, daß die anfänglich auf rein mechanischer Veränderung beruhenden Abweichungen des Laichens nunmehr bereits zur immanenten Instinkt-abänderung geworden waren, vermöge deren ein Ablaichen auf dem Lande überhaupt nicht mehr vorkam, sondern alle Tiere zum Laichakt zielbewußt das Wasserbecken aufsuchten, woselbst der Akt dann ganz gleichmäßig, ohne Aufladungsversuch seitens mancher Männchen, ganz im Sinne der ursprünglichen Anurenfortpflanzung vor sich ging.... Gleich hier sei auch bemerkt, daß, wenn man von diesen Geburtshelferkröten mit fest eingepprägter Instinktabänderung in Richtung der Nichtbrutpflege einige Pärchen in niedrigere Normaltemperatur rückversetzte, die nächste Laichperiode dennoch nicht den Wiedereintritt der Brutpflege mit sich brachte; vielmehr dauerte die erworbene Fortpflanzungsveränderung durch einige Laichperioden auch in niedriger Temperatur an und unterlag erst dann Schwankungen von der Beschaffenheit, daß zuerst schwache Ansätze zum ursprünglichen Verhalten sich zeigten, die noch zu keinem endgültigen Resultat führten, daß dann einzelne Männchen das Herumtragen der Eierschnüre wieder bis zum Entlassen der Brut durchführten; bis endlich alle dies wieder taten, vergingen aber zum mindesten vier Laichperioden, ja wenige der jüngsten Männchen taten es überhaupt, soweit die bisherige Verfolgung der späteren Laichperioden es zu sagen gestattet, nicht mehr“ (Kammerer 1909, S. 462). Die Reaktionsnorm gegenüber einem und demselben Milieu war somit am Anfang des Versuches eine andere

als wenn derselbe eine Zeit gedauert hatte, und beim Rückversetzen in die niedrigere Temperatur zeigte sich auch eine Änderung. Ähnliche Resultate, sowohl betreffs Instinktveränderungen als rein körperlicher (z. B. Farben-)Veränderungen haben Kammerer und verschiedene andere Forscher sowohl mit Tieren als Pflanzen der verschiedensten Gruppen erzielt.

Es liegt hier offenbar eine Änderung der somatischen Reaktionsnorm vor, welche ganz analog der vorher gedachten Änderung der erblichen oder keimplasmatischen Reaktionsnorm verläuft. Weil die Änderung hier nicht sogleich erfolgt, sondern erst nach geraumer Zeit, und zwar so, daß wir sehen können, wie eine Steigerung von einer Laichperiode zur anderen eingetreten ist, können wir hier auch von einer somatischen Akkumulation sprechen, welche in der individuellen Entwicklung der keimplasmatischen Akkumulation in der Entwicklung der Art, in der Generationsreihe, entspricht.

Wir bekommen somit die Überzeugung, daß das somatische Plasma und das Keimplasma, wenn ihre Reaktionsnorm geändert wird, in folgenden Hinsichten, die für unsere Hauptfrage sehr wichtig sind, eine gegenseitige Übereinstimmung zeigen:

1. Beide sind in ihrer Reaktionsnorm vom Milieu abhängig. Betreffs der somatischen Zellen ist dies eine längst bekannte Tatsache (vgl. Semon 1909, 1911, 1912 S. 142). Betreffs des Keimplasmas ist es von der experimentellen Forschung der letzten Zeit mehrmals festgestellt worden (vgl. oben S. 50).

Aber nicht nur ihrer Ursache nach — Abhängigkeit von Milieu — können Soma und Keimplasma eine gegenseitige Übereinstimmung aufweisen, auch in der Art und Weise, in welcher die milieubedingte Änderung der Reaktionsnorm vorgeht, herrschen bemerkenswerte Ähnlichkeiten:

2. Diese Änderung kann bei beiden kontinuierlich verlaufen. Die Kontinuität des Verlaufs der somatischen Veränderungen ist in solchen Fällen ganz unverkennbar, wo es sich z. B. um die Wirkung einer allmählich erfolgenden Temperaturveränderung oder einer kontinuierlichen Steigerung eines anderen äußeren Faktors handelt¹⁾. Betreffs

¹⁾ Semon (1912, S. 145ff.) behauptet, daß jedes Engramm diskontinuierlich erworben wird. Wenn man aber seinen Gedankengang näher verfolgt, wird man bemerken, daß er sich dabei nur solche äußere Reizmittel vorstellt, welche selbst diskontinuierlich das Soma treffen oder nur einmal, und zwar augenblicklich, wirken. Weiter sagt er: „Die Erwerbung eines jeden Engramms bedingt insofern eine sprung-

der keimplasmatischen Veränderungen ist die Kontinuität oben ausführlich besprochen worden.

3. Die Änderung kann bei beiden in akkumulativer Weise zustandekommen.

Selbstverständlich ist es nicht die Milieuveränderung allein (bzw. die Milieubeschaffenheit allein), welche die Reaktionsnorm bestimmt, denn eine Reaktion kann ja nicht durch nur einen Faktor herbeigeführt werden, sondern dafür sind unbedingt wenigstens zwei Faktoren vonnöten. Der zweite ist offenbar die Reizbarkeit des Protoplasmas. Wenn wir nun sagen, daß eine Milieuveränderung das Protoplasma verändert, so ist dieser Ausdruck somit insofern ein wenig exakter, als er nur die halbe Ursache angibt. Es ist die Reaktion selbst, somit das Zusammenwirken von Milieu und Protoplasma, die die Reaktionsnorm verändert. Bevor eine Milieuveränderung eine Reaktion hervorgerufen hat, oder m. a. W. bevor sie als Reiz gewirkt hat, ist sie für die Umbildung des Protoplasmas völlig belanglos.

Betrachten wir in dieser Hinsicht zunächst das Soma und lassen wir vorläufig das Kleinplasma beiseite.

Es ist also die Reaktion an und für sich, welche die Umbildung hervorruft. Dabei kann eine stärkere Reaktion eine stärkere, eine schwächere Reaktion eine schwächere oder gar keine Umbildung zustandebringen. Ich kann mich betreffs dieser Frage begnügen, auf die Auslegungen hinzuweisen, die Semon in seinen Arbeiten über die Engrammtheorie und die Mneme geliefert hat (1909, 1911). Mit ihm könnten wir die Sache auch so ausdrücken: In gewissen Fällen beschränkt sich die Wirkung der Reize nicht auf die einmalige Hervor-

hafte Veränderung, als die Reaktionsfähigkeit vor der Einwirkung des engraphisch wirksamen Reizes von derjenigen nach der Einwirkung staffelweise verschieden ist.“ Damit ist aber keine Diskontinuität im Verlauf der Veränderung dargetan. Der Kern der Frage ist nicht, ob der Zustand nach Beendigung der Umbildung sich von demjenigen vor dem Anfang derselben sprunghaft verschieden zeigt, sondern ob der Vorgang, welcher zwischen diesen beiden Momenten sich abspielt, kontinuierlich oder diskontinuierlich verläuft. Dafür, daß nur letzteres der Fall ist, hat Semon keinen Beweis hervorgebracht, hat auch keinen Versuch dazu gemacht. Es scheint mir ein solcher Beweis auch ganz unmöglich zu beschaffen. Daß die individuelle Erwerbung von Sinnesengrammen (Erinnerungsbildern) und die funktionellen Erwerbungen des Individuums (Phänomene der Übung), welche Semon als Beispiele heranzieht, den Schein einer Diskontinuität zeigen, fällt nicht sonderbar vor, denn die diesbezüglichen Reize treten nur momentan bzw. ruckweise in Wirksamkeit. Daß z. B. ein kontinuierlich sich steigender Reiz eine diskontinuierlich erfolgende Veränderung im Plasma bewirken sollte, scheint mir äußerst unwahrscheinlich; jedenfalls liegen zurzeit keine Beobachtungen vor, die zu einer solchen Behauptung berechtigen.

rufung einer Reaktion, sondern ergibt eine bleibende Veränderung der Reaktionsfähigkeit, eine engraphische¹⁾ Wirkung (1912, S. 142).

Ob jeder Reiz imstande ist engraphisch zu wirken, das ist zurzeit eine offene Frage. Semon neigt zur Verneinung derselben, jedoch mit einiger Reservation (1912, S. 142). Es liegt übrigens an dieser Sache kein größeres Gewicht. Es genügt für unsere Frage, daß in der Natur, wie sie sich den Organismen nun einmal darbietet, engraphisch wirkende Kräfte mitspielen. Wir kommen so zu dem Ergebnis, daß das Soma der Organismen, wenigstens unter gewissen tatsächlich vorhandenen Umständen, einer engraphischen Einwirkung seitens der es umgebenden Natur nicht entgehen kann. Dies ist eine Folge teils der Reizbarkeit des Protoplasmas, teils der Eigenschaften der Naturkräfte.

Gehen wir dann zu den diesbezüglichen Verhältnissen des Keimplasmas über.

Der oben ausgesprochene Satz, daß es bei den milieubedingten Umbildungen nicht die Milieubeschaffenheit allein, sondern dieselbe zusammen mit der Reizbarkeit des Protoplasmas, somit die Reaktion selbst ist, welche die dauernde (engraphische) Einwirkung ausübt, muß aus denselben, oben angeführten Gründen offenbar auch vom Keimplasma gelten. Die innere Voraussetzung zu einer Möglichkeit genotypischer Umbildungen muß somit in der Reizbarkeit des Keimplasmas liegen. Ob diese Möglichkeit auch realisiert werden soll, das hängt offenbar von ihrer zweiten Voraussetzung, der Wirksamkeit eines effektiven Reizmittels, ab. Daß solche Reizmittel unter Umständen geschaffen werden können, geht aus denjenigen Zuchtversuchen hervor, wo extreme Milieuveränderungen erbliche Umbildungen hervorriefen, und daß sie auch in der freien Natur eintreten können, wird von den *Limnocalanus*-Umbildungen gezeigt. Letztere sind auch in der Hinsicht von Bedeutung, daß sie uns die Entfaltung einer neuen Eigenschaft vor Augen stellen, somit ins Bereich der uns hier besonders interessierenden Frage nach den primären Faktoren der phyletischen Entwicklung fallen. Wir können somit den soeben vom somatischen Plasma ausgesprochenen Satz auch auf das Keimplasma beziehen: Wegen der Reizbarkeit des Keimplasmas treten unter gewissen Umständen in der freien Natur erbliche Veränderungen ein. Nicht das Vorhandensein milieubedingter erblicher Umbildungen, nur ihre Umfassung und Frequenz ist fraglich.

¹⁾ Engraphische („eingeschriebene“) Veränderung oder Engramm nach Semon = Änderung der Reaktionsnorm.

Vielleicht möchte man die Bedingung aufstellen, daß jedoch unter allen Umständen eine Veränderung im Milieu erforderlich sei, wenn erbliche Umbildungen zustande kommen sollen; haben ja sowohl die experimentellen Befunde wie die an *Linnocalanus* gewonnenen nur unter dieser Voraussetzung Gültigkeit. Dies ist aber eine ganz unwesentliche Sache, und zwar deshalb, weil unverändertes Milieu in der Natur kaum existieren dürfte. Denn es gibt wohl keinen Organismus, der unter unveränderten äußeren Bedingungen sein Leben fristet, nicht einmal während einer sehr mäßigen Zeiteinheit. Denn immer ist er bezüglich Ernährung, Belichtung, Temperatur des von diesen oder anderen Faktoren abhängigen osmotischen Drucks der einzelnen Körperteile usw. Schwankungen unterworfen, und übrigens ruft er durch seine eigenen Lebensäußerungen solche Schwankungen hervor. Was wir Milieuveränderungen nennen, sind erheblichere Veränderungen, die z. B. durch das Hinzutreten eines neuen Faktors, das Wegfallen eines alten oder durch die bleibende Verstärkung oder Schwächung dieses oder jenes Faktors eingeleitet sind. Es sind größere oder chronische Veränderungen, welche wir demjenigen Zustand gegenüberstellen, der durch kleinere oder momentane Veränderungen gekennzeichnet ist und den wir mit einem ungenauen Ausdruck Milieukonstanz nennen.

Wir sind somit aus rein apriorischen Gründen zu der Schlußfolgerung gekommen, daß die somatischen und die keimplasmatischen Umbildungen denselben Ursachsgesetzen unterworfen sind. Wir werden im folgenden finden, daß auch ein ganz anderer Weg zu derselben Auffassung führt. Dabei ziehen wir die oben besprochene Übereinstimmung zwischen Soma und Keimplasma bei der Veränderung der Reaktionsnorm heran, indem wir fragen, ob man dieser Übereinstimmung eine tiefere Bedeutung als diejenige einer bloßen Analogie zuschreiben darf. Zwecks der Beantwortung dieser Frage mögen wir das diesbezügliche Verhalten bei den Einzelligen betrachten. Burri (1910) hat darüber sehr lehrreiche Experimente ausgeführt. Als Versuchsobjekte dienten ihm Bakterien der Coligruppe. Wenn er *Bacterium imperfectum* in einem milchzuckerhaltigen Nährboden züchtete, entstanden nach einiger Zeit Bakterien, die Milchzucker vergären konnten, obgleich dieses Vermögen ihren Vorfahren ganz fremd war. Burri konnte auch zeigen, „daß es sich nicht um einen sprunghaften Übergang vom nicht gärungsfähigen zum gärungsfähigen Zustand, sondern um ein allmähliches, in den einzelnen Phasen erkennbares Fortschreiten des Gärungsvermögens von einem Minimum bis zu einem Maximum

handelt“ (S. 340). Ein Reiz, der vom Anfang an auf die Bakterien in gleicher Stärke wirkt, bringt somit bei ihnen eine allmählich verstärkte Veränderung* hervor, d. h. er veranlaßt eine Akkumulation. Weiterhin konnte der Nachweis geliefert werden, daß die einmal zum Gärungsvermögen erregten Zellen diese Eigenschaft auf ihre Nachkommen vererben: „Diese behalten das Gärungsvermögen bei, auch wenn sie in zahlreichen Generationen auf zuckerfreiem Nährboden gezüchtet werden“ (S. 344). Daß es sich hier um eine Änderung der Reaktionsnorm handelt, liegt somit außer jedem Zweifel. Wir finden in diesen Resultaten die drei oben erörterten Momente wieder: 1. Abhängigkeit vom Milieu; 2. kontinuierlich verlaufende Veränderung und 3. Akkumulation.

Nach der Ansicht wohl aller Anhänger der Deszendenztheorie besitzen die Einzelligen in ihrer einzigen Zelle des Homologen sowohl der somatischen als der Keimzellen der Vielzelligen. Die bei den genannten Bakterien herrschende Milieubedingtheit, Kontinuität und Akkumulation sind somit nicht nur somatisch, auch nicht nur keimplasmatisch, sie sind somatisch-keimplasmatisch. Unter Annahme einer Abstammung der Vielzelligen von den Einzelligen muß bei den erstgenannten sowohl das Soma wie die Keimzellen ihre Eigenschaften von der alleinigen Körperzelle der Einzelligen in letzter Instanz herleiten. Das Vorhandensein der drei genannten Momente teils beim Soma, teils beim Keimplasma der Vielzelligen und teils endlich bei den Einzelligen muß somit eine kräftige Stütze der Ansicht sein, daß die Übereinstimmung zwischen Soma und Keimplasma auf einem tieferen, gemeinsamen Kausalzusammenhang beruht.

Zu diesen allgemein-physiologischen und vergleichend-physiologischen Gründen kommt noch ein dritter, ein ontologischer: daß bei der individuellen Ontogenese das Keimplasma der Zygote (bzw. der parthenogenetischen Eizelle) sowohl das Soma wie das Keimplasma des Tochterindividuum hervorbringt.

Aus den jetzt gemachten Auseinandersetzungen geht die Folgerung als wohlbegründet hervor, daß die Evolution eine Folge ist einerseits der Reizbarkeit des Keimplasmas, andererseits der vorhandenen Außenwelt. Zwar ist die Möglichkeit nicht als undenkbar abzulehnen, daß die Außenwelt in gewissen Fällen nicht fähig sei, das Keimplasma bleibend (engraphisch) umzuprägen; streng genommen wissen wir von dieser Fähigkeit noch nur wenig. So viel können wir aber schon jetzt behaupten, daß eine solche Fähigkeit wenigstens bisweilen ausgeübt wird; das belehren die *Limnocalanus*-Umbildungen. Hier mag noch-

mals betont werden, daß die betreffende Milieuveränderung nicht als gewaltsam angesehen werden kann, sie ist im Gegenteil sehr langsam vor sich gegangen. Auch kann der Einwand nicht als stichhaltig gelten, daß sie jedoch sehr gewaltsam gewesen ist, weil die meisten von ihr — vom Übergang vom salzigen zum süßen Wasser — betroffenen Tierarten bis zur Vernichtung beeinflußt worden seien und nur wenige überlebt haben. Denn *Linnocalanus* ist ursprünglich nicht ein wahres Salzwassertier, er lebt in der Ostsee nur in verhältnismäßig schwach brackigem Wasser (Salzgehalt höchstens etwa 7‰), und allem Anschein nach ist das Tier auch im Eismeer ein wahres Brackwassertier¹⁾. Möglicherweise ist auch eine ziemlich große Prozentzahl unsrer glazialen Relikte ursprünglich mehr oder weniger ausgesprochene Brackwassertiere gewesen¹⁾ und somit mit den wahren Salzwassertieren in der betreffenden Hinsicht nicht ohne weiteres vergleichbar. Bei *Linnocalanus* ist außerdem eine Artbildung herbeigeführt worden, welche als eine ungewöhnlich rasche zu betrachten ist: sind doch die allermeisten Tierarten seit der Eiszeit nicht artlich verändert worden. Es ist daher meine Überzeugung, daß auch noch weniger gewaltsame Milieuveränderungen erbliche Umbildungen hervorrufen können. Eine wesentliche Stütze erfährt diese Annahme, wenn wir uns vergegenwärtigen, daß eine einmalige Milieuveränderung durch eine sehr lange andauernde Akkumulation ihre Wirkung über Jahrtausende ausdehnen kann, wie es bei *Linnocalanus* geschehen ist.

Immerhin bleibt ein wichtiger Unterschied zwischen Soma und Keimplasma darin bestehend, daß die beim letzteren bis zu einem gewissen Grad zustande gebrachte Isolierung gegen äußere Einflüsse, welche wohl als eine Tatsache angesehen werden darf, seine Beeinflussung in hohem Grad erschwert. Dieser Unterschied ist aber sekundärer und nicht primärer Natur, denn er kann offenbar weder bei den Einzelligen noch der Zygote vorhanden sein.

Die Kräfte der äußeren Natur und die Reizbarkeit des Keimplasmas sind der Art, daß das unvermeidliche Zusammenwirken beider Faktoren oft zu erblichen Umbildungen führt. Dies scheint mir ganz logisch aus den obigen Auseinandersetzungen hervorzugehen. Auch in diesem Satz trete ich in Opposition zu der oben mehrmals erörterten Lehre von der genotypischen Festigkeit. Meiner Ansicht nach liegt, wie aus dem obigen Satz hervorgeht, eine genotypische Festigkeit durchaus nicht in der Natur des Lebens; vielmehr ist sie,

¹⁾ Näheres hierüber wird bald im 3. Teil meiner Reliktenstudien (Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.) erscheinen.

wenn sie uns entgegentritt, dadurch zustande gekommen, daß wegen der Isolierungsvorrichtungen des Keimplasmas dieses vor den Einwirkungen des Milieus geschützt wird. Genotypische Festigkeit ist somit nur eine negative Seite des Lebens, eine Hemmungserscheinung, wenn man so will. Im Wesen des Lebendigen liegt genotypische Verschiebbarkeit verborgen, wobei aber zu bemerken ist, daß letztere ebenso sehr von der äußeren Natur wie vom lebendigen Plasma abhängig ist. Denn nur Reaktionen können das materielle Substrat in der Weise verändern, daß eine neue Reaktionsnorm entsteht (vgl. oben).

Durch die jetzt betonte Bedeutung der Reaktionen geht auch eine andere Folgerung hervor, welche eigentlich nach der gemachten Voraussetzung selbstverständlich ist und somit keiner weiteren Begründung bedarf: alle primären, somit alle nicht auf Bastardierung zurückzuführenden erblichen Umbildungen sind milieubedingt. Denn ohne Reaktion keine Umbildung der Erbinheiten, und ohne Reiz von der Außenwelt keine Reaktion. Nur müssen wir den Begriff Milieu hier in sehr weitem Sinn fassen.

Nach diesen Anschauungen wird unsere Auffassung vom Leben sehr einheitlich, indem die phyletischen Umgestaltungen desselben auf dieselbe Grundeigenschaft des Plasmas zurückgeführt werden, welche wir auch für die individuellen Lebensleistungen verantwortlich machen, auf die Reizbarkeit.

Nach den obigen Erörterungen muß unsere Auffassung von der Natur dieser Neubildungen auch in einer anderen Hinsicht eine andere als die zurzeit herrschende sein. Die erblichen Eigenschaften werden gewöhnlich auf besondere „Erbinheiten“ zurückgeführt, eine Ansicht, die vor allem durch die Mendelforschung einen sehr hohen Grad von Berechtigung gewonnen hat. Ferner hat man sich die Ursache der Verschiedenheit zwischen zwei nahestehenden Genotypen so vorgestellt, daß sie auf das Vorhandensein gänzlich verschiedener Erbinheiten zurückzuführen sei; die nicht von Bastardierung oder Bastardespaltung abhängige Genotypenbildung beruhe auf Neubildung von Erbinheiten, und die ganze Frage nach dem Fortschritt in der Evolution wäre somit die folgende: wie werden neue Einheiten gebildet? Diese Auffassung findet in der Entwicklung der Fragestellung der Erblichkeitsforschung ihre Erklärung. Auch hier begegnen wir einer Reminiszenz der früheren Epoche der Mutationstheorie, denn alles Reden von „neuen Erbinheiten“ basiert auf der Vorstellung von der diskontinuierlichen Evolution, welche wiederum eine Folge der Mutationstheorie ist (vgl.

oben). Wenn aber die Evolution auch kontinuierlich sein kann, dann ist nicht immer eine Neubildung von Erbeinheiten als Ursache genotypischer Veränderungen anzunehmen, sondern man muß die Möglichkeit einräumen, daß letztere auch durch Veränderung alter Erbeinheiten zustande kommen können, und zwar müssen diese Veränderungen in sehr kleinen Schritten vorgehen können.

Selbstverständlich bin ich weit davon entfernt zu behaupten, daß die obigen Auslegungen die Evolution in irgendeiner Weise erklärt haben. Erstens haben sie sich ja nicht mit der Grundursache derselben, der unbekannten Ursache der Reizbarkeit, beschäftigt. Dieselbe wird uns wohl immer verborgen bleiben, denn die einzig verwendbare Untersuchungsmethode, die Analyse, versagt hier. Ich stimme diesbezüglich einem sehr treffenden Ausdruck Johannsens bei: „Leben kann sich offenbar nur als Komplexerscheinung manifestieren. Die Analyse des Lebens führt zum Tode — und Synthese des Lebens wird uns wohl nie gelingen.“ Und auch eine näher liegende, mehr unmittelbare und vielleicht auch leichter analysierbare Ursache der erblichen Umbildungen bleibt uns noch gänzlich unbekannt, nämlich die Ursache dazu, daß eine Reaktion die Reaktionsnorm verändern kann. Es liegt offenbar gar nicht im Wesen der Reaktion, daß sie eine solche Folge haben muß; wir haben auch oben gefunden, daß wahrscheinlich nicht jede Reaktion dazu befähigt ist. Nach der oben gemachten Annahme einer gemeinsamen Ursache zu den Änderungen der somatischen und der keimplasmatischen Reaktionsnorm können wir vielleicht hoffen, daß eine Untersuchung des uns leichter zugängigen Soma diese Frage ihrer Beantwortung nähern wird.

Dies ist ein Problem, auf dessen Lösung meiner Meinung nach der Erfolg unserer evolutionstheoretischen Forschungen in hohem Grad beruht. Ein anderes, ebenso wichtiges, betrifft nicht die Ursache, sondern die Art und Weise, wie sich die Evolution den Weg anbahnt. Die oben gemachten Befunde über Kontinuität, Diskontinuität und Akkumulation belehren uns nur über die Weise, wie sich die Evolution in der äußeren Erscheinung manifestiert. Wie sich die inneren Vorgänge abspielen, das ist eine für das wahre Verständnis des Lebens viel wichtigere Frage, aber darüber wissen wir noch nur wenig. Was besonders die Frage betrifft, wie die Anpassungen in der Natur zustande kommen, läßt uns die *Limnocalanus*-Umbildung gänzlich im Stich, denn wir können gar nicht behaupten, daß dieselbe mit einer Anpassung etwas zu tun hat, im Gegenteil spricht alles dafür, daß dies nicht der Fall ist. Wir müssen somit die Frage noch offen lassen,

ob die äußeren Naturkräfte nur als solche das Keimplasma beeinflussen können, oder ob auch die vom Soma errungenen Anpassungen auf das Keimplasma transplantiert werden können, oder m. a. W. ob nur elementare Energie oder auch Erregungsenergie befähigt ist, die genotypische Konstitution zu verändern. Hier stehen einander gegenüber die Theorie von Weismann von der Nichterblichkeit somatogener Er rungenschaften und die entgegengesetzte Theorie der „Neo-Lamarckianer“, vor allem die der mnemischen Vererbbarkeit, welche in der Jetztzeit ihren eifrigsten Verteidiger in Semon (1904, 1909, 1912) hat, schon 1870 aber in völlig klarer Weise von Hering aufgestellt wurde. Der Haupteinwand Weismanns gegen die Neo-Lamarckianer ist bekanntlich, daß es uns völlig unbegreiflich ist, wie eine vom Soma ausgehende Induktion das Keimplasma in der Weise beeinflussen könne, daß eben eine dem somatischen Zustand entsprechende Veränderung eintrete. Diesem Einwand kann man Herings vorweismannschen Satz gegenüberstellen: „Wenn dem Mutterorganismus durch lange Gewöhnung oder durch tausendfache Übung etwas so zur andern Natur geworden ist, daß auch die in ihm ruhende Keimzelle davon in einer, wenn auch noch so abgeschwächten Weise durchdrungen wird . . . so ist das zwar ebenso wunderbar, als wenn den Greis plötzlich die Erinnerung an die früheste Kindheit überkommt, aber es ist nicht wunderbarer als dieses. Und ob es noch dieselbe organische Substanz ist, die ein einst Erlebtes reproduziert, oder ob es nur ein Abkömmling, ein Teil ihrer selbst ist, der unterdes wuchs und groß ward, dies ist offenbar nur ein Unterschied des Grades und nicht des Wesens.“ Die Theorie der mnemischen Vererbbarkeit kann noch nicht als bewiesen angesehen werden, sie ist aber auch nicht von der Weismannschen Argumentation entgegenbewiesen. Die oben von mir hervorgehobene Übereinstimmung zwischen Soma und Keimplasma betreffs der Umbildungsweise im übrigen spricht, wenn sie überhaupt in dieser Frage etwas besagen kann, was natürlich fraglich ist, eher zugunsten der neo-lamarckistischen als der Weismannschen Auffassung.

C. Folgerungen für die Systematik und Tiergeographie.

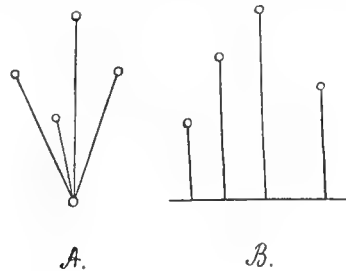
Wir haben gefunden, daß sowohl *L. macrurus* wie *L. grimaldii* aus mehreren erblich fixierten Rassen zusammengesetzt sind. Jede dieser beiden „Arten“ ist somit eine Sammelart. Auch hat es sich gezeigt, daß beide durch eine fast lückenlose Reihe von Zwischen-

formen untereinander verbunden sind. Wenn es in dieser Reihe eine kleine Kluft zwischen zwei naheliegenden Typen hie und da gibt, so ist dies aber kein Anzeichen dafür, daß eben hier eine Grenze zwischen zwei Sammelarten zu setzen sei, sondern das Verhalten kann nur von gelegentlichen Ursachen abhängen. Es liegt nämlich auf der Hand, daß es in einer Akkumulationsreihe keine scharfe oder prinzipiell begründete Grenze zwischen den Akkumulanten geben kann. Auch nicht zwischen den Typen des salzigen oder brackigen und denjenigen des süßen Wassers gibt es eine solche Grenze; das beweist u. a. die *Pesčanoje*-Form (vgl. Ekman 1913 b), welche eine extreme *Grimaldii*-Form ist, obgleich sie in süßem Wasser lebt. Es geht aus diesen Auseinandersetzungen ganz klar hervor, daß die Verteilung der Formen auf zwei „Arten“, *macrurus* und *grimaldii*, eine ganz willkürliche ist. Man könnte mit ebenso gutem Recht drei oder vier oder noch mehr Arten aufstellen. Daß eben die beiden genannten aufgestellt wurden, hängt davon ab, daß eben die beiden extremen Typen von Sars untersucht wurden. Die Namen *grimaldii* und *macrurus* bezeichnen somit nicht eigentliche Arten, sie sind in der vorliegenden Untersuchung der Ausdruck einer aus rein praktischen Gründen vorgenommenen Gruppierung der Formen (Genotypen).

Da die verschiedenen Genotypen den vorhergehenden Erörterungen zufolge wohl fast ebenso viele sind wie die von *Limnocalanus* belebten Seen, und da ferner jeder Genotypus — vielleicht mit Ausnahme der extremsten *Macrurus*-Typen — im Gleiten begriffen ist, indem er sozusagen nicht fertiggebildet ist, so kann es keinen Sinn haben, jeden von ihnen mit einem besonderen Namen zu belegen. In prinzipieller Hinsicht wäre somit vielleicht das beste, nur den Sammelnamen *macrurus* beizubehalten, der gegenüber dem Namen *grimaldii* Priorität besitzt. Indessen ist aus praktischen Gründen erwünscht, für die beiden Endstadien der Umbildungsreihe besondere Namen zu haben, und ich habe daher beide beibehalten.

Es könnte aber in einer Verteilung der Genotypen in eine Salzwassergruppe und eine Süßwassergruppe gewissermaßen eine Berechtigung verborgen sein. Denn bei den Süßwassergenotypen ist die Induktion angefangen, und sie wird, wenn sie ungestört fort dauern darf, zur Ausbildung extremer *Macrurus*-Formen hinüberleiten, auch wenn die betreffenden Typen jetzt, z. B. im *Pesčanoje*-See und im Mälaren, auf dem *Grimaldii*-Stadium beharren. Die jungen Süßwassergenotypen tragen somit in sich gleichwie den Keim der extremen *Grimaldii*-Form, die Salzwassergenotypen dagegen nicht.

Es ist schon früher von mir (1907, S. 58) darauf hingewiesen, daß *Limnocalanus* in mehreren Seen ganz selbständig zu *macrurus* überging, ohne Zusammenhang mit ähnlichen Umbildungen in anderen Seen. So geschah die Umbildung selbständig im Oresjön in Dalarna, im Mullsjön bei Hjo in Västergötland in der großen Gruppe von Seen, die ehemals vom Ancylussee abgesperrt wurden, im Pääjärvi (Nordquist 1888) und vielleicht anderen Seen, die auch zum Weißen Meer abwässern, in den Seen von Nordamerika, im Sälsoen auf Grönland (Brehm) und wahrscheinlich auch im Vänern nebst seinen Anhangseen. Die unter sich selbständige Entwicklung in allen diesen Gebieten wird durch geologisch-geographische Tatsachen bewiesen. Ihre Erklärung bekommt sie durch die oben erörterte akkumulative Einwirkung des Salz mangels des Wassers. Durch diese Befunde geht offenbar hervor, daß der *Macrurus*-Typus einen polyphyletischen



Ursprung hat. Zwar ist er monophyletisch in dem Sinne, daß er immer von einem *Grimaldii*-Typus ausgegangen ist, aber polyphyletisch in dem Sinne, daß eine *Macrurus*-Population aus einer *Grimaldii*-Population in einer Gegend, eine andere *Macrurus*-Population aus einer *Grimaldii*-Population in einer anderen Gegend entstand. Die verschiedenen *Macrurus*-Populationen sind also oft nicht direkt unter sich verwandt, sondern erst unter Vermittelung einer *Grimaldii*-Population. Die Artbildung bei der Gattung *Limnocalanus* ist somit nicht dem gewöhnlichen Schema der divergierenden, von einem Punkt ausstrahlenden Linien (Typus A in Fig. 9) gefolgt, sie kann in mehreren parallelen Linien geschehen, die in ihrem Ursprung voneinander ganz unabhängig sind (Typus B). Wenn nun in der Zukunft die Endtypen der parallelen Reihen die obere Umbildungsgrenze erreicht haben, sind sie einander ganz ähnlich (Siljantypus und Mjösentypus), und man hätte, wenn man ihre frühere Geschichte nicht kannte, keinen Grund, sie nicht

als Mitglieder einer und derselben Art zu betrachten und sie von der Stammform spezifisch abzutrennen. Es gibt keinen Grund anzunehmen, daß *Linnocalanus* in dieser Hinsicht allein im Tier- und Pflanzenreich dastehe, sondern wahrscheinlich ist die Entwicklung mehrmals eine ähnliche gewesen¹⁾. In solchen Fällen kann das System nicht ein wahrer Ausdruck der phyletischen Entwicklung sein, es bringt im Gegenteil die Gefahr der Hervortäuschung einer nicht befindlichen unmittelbaren Verwandtschaft mit. Auch in tiergeographischer Hinsicht liegt eine Gefahr vor, denn man kann offenbar auch in solchen Fällen versucht sein, die gegenwärtige Verbreitung der neuen Art als Folge einer Zersplitterung von einem früheren, einheitlichen Verbreitungszentrum aus zu erklären, während ein solches in der Tat nicht bei dieser Art, sondern nur bei ihrer Stammart existiert hat.

Zusammenfassung der Resultate.

Daß die Umbildung der Kopfform bei *Linnocalanus*, die zweifelsohne erblich ist, proportionell der Dauer des Süßwasserlebens gesteigert worden ist, kann nicht durch eine Selektion unter Genotypen, die schon im Meere fertiggebildet waren, herbeigeführt worden sein, auch nicht durch eine Selektion unter Genotypen, die zwar im Süßwasser, aber unabhängig von der Dauer des Süßwasserlebens entstanden. Die Dauer des Süßwasserlebens muß den Grad der Umbildung beeinflußt haben. Die schon von früheren experimentellen Forschungen bekannt gemachte Erscheinung der Akkumulation der erblichen Umprägung liegt hier vor, obgleich in etwas modifizierter Form, die ich akkumulative Fernwirkung einer Milieuveränderung nenne. Ich verstehe damit, daß eine Milieuveränderung durch Wirkung auf sehr viele Generationen eine Veränderung des erblichen Zustandes bemerkbar macht, und zwar so, daß sich der Betrag dieser Veränderung mit der Zeitdauer (Generationszahl) steigert, ohne daß aber die Milieuveränderung selbst gesteigert wird.

In dieser akkumulativen Fernwirkung stecken zwei Momente: 1. die Akkumulation; 2. eine durch eine mäßige Milieuveränderung hervorgerufene kleine erbliche Veränderung. Erstere ist zuvor experi-

¹⁾ Sog. Polytopie oder Hologenesis (vgl. Plate 1913 S. 457). Rosa (1909) scheint zu denselben Ergebnissen wie ich gekommen zu sein; ich kenne aber seine italienisch geschriebene Abhandlung nur durch die jetzt zitierte Stelle bei Plate.

mentell nachgewiesen, letztere ist prinzipiell nichts anderes als die ebenfalls früher bewiesene Tatsache, daß eine extreme Veränderung des Milieus eine erheblichere erbliche Veränderung bewirken kann.

Ein scharfes Auseinanderhalten von kontinuierlichen und diskontinuierlichen Umbildungen, wie es namentlich von W. Johannsen versucht worden ist, läßt sich nicht durchführen, denn wirkliche Kontinuität manifestiert sich nur bei den Einzelligen. Bei den Vielzelligen kann nur im Keimplasma eine Veränderung echt kontinuierlich sein, im Soma muß eine erbliche Veränderung immer diskontinuierlich in die Erscheinung treten. Soll man dem Reden von Kontinuität oder Diskontinuität in der phyletischen Entwicklung überhaupt einen praktischen Wert zumessen, so kann daher zwischen beiden nur ein quantitativer Unterschied aufrecht erhalten werden, indem als kontinuierlich solche Veränderungen bezeichnet werden, die von Generation zu Generation in sehr kleinen Schritten folgen. In diesem Sinn sind die Umbildungen bei *Limnocalanus* sehr deutlich kontinuierlich; die keimplasmatischen Umbildungen sind auch allem Anschein nach echt kontinuierlich. Es gibt somit genotypische Verschiebungen. Die vermeintlichen Beweise Johannsens der genotypischen Festigkeit sind nicht stichhaltig.

Auch vom Falle *Limnocalanus* abgesehen ist die Frage nach kontinuierlicher oder diskontinuierlicher Entwicklung ganz belanglos; sie basiert nicht auf dem Nachweis eines tatsächlich vorhandenen, natürlichen Kontrastes, sondern auf einer verfehlten theoretischen Konstruktion.

Die *Limnocalanus*-Umbildungen haben zum erstenmal gezeigt, daß nicht nur extreme, wie sie in den bisher angeführten Experimenten angewandt worden sind, sondern auch mäßige (natürliche) Milieuveränderungen erbliche Umbildungen hervorrufen können. Eine Akkumulation kann ebenfalls durch eine mäßige Veränderung erbracht werden, und zwar kann sie demungeachtet während Tausenden von Generationen fortsetzen. In dieser Hinsicht sind die *Limnocalanus*-Befunde als eine wertvolle Komplettierung der bisher in den Laboratorien gewonnenen Experimentierungsergebnisse zu betrachten.

Bei einer akkumulativen Fernwirkung in einer Population, die in bezug auf den fraglichen Reiz sich homogen verhält, hat die Selektion eine andere Wirkungsweise als die gewöhnliche: bei schädlicher Richtung der Akkumulation wird eine Zeit kommen, wenn die Umbildung Selektionswert bekommen hat; dann rottet die Selektion die Population gänzlich aus. Wahrscheinlich sind mehrere ausgestorbene

Tier- und Pflanzenarten in dieser Weise vernichtet worden. Für den Fall einer in bezug auf den betreffenden Reiz inhomogenen Population bekommt die Selektionslehre durch die Akkumulationstheorie eine wesentliche Kräftigung: auch bei anfangs minimalen, der Selektion völlig wertlosen Umbildungen kann die Selektion mit der Zeit Angriffsmöglichkeit bekommen, denn die Akkumulation kann die Umbildungen erheblich verstärken.

Die bei *Linnocalanus macrurus* aufgetretenen erblichen Veränderungen repräsentieren unzweifelhaft eine ganz neue Eigenschaft, die in der Vorfahrenreihe der Art nicht vorhanden gewesen ist. Dies ist besonders hervorzuheben, weil es allgemein zugestanden wird, daß es bisher nicht gelungen ist, beim Experimentieren sicher neue Eigenschaften hervorzubringen. Neue Eigenschaften können somit in der Natur infolge Milieuveränderungen entstehen.

Bei Veränderungen der Reaktionsnorm ist sowohl das Soma als das Keimplasma vom äußeren Milieu abhängig, ferner können bei beiden die Veränderungen kontinuierlich verlaufen, und es gibt sowohl somatische als keimplasmatische Akkumulation. Diese Übereinstimmung zwischen Soma und Keimplasma steht in gutem Einklang mit der schon auf Grund anderer Ursachen fast sichergestellten Schlußfolgerung, daß eine Veränderung der Reaktionsnorm bei beiden in ähnlicher Weise zustande kommen muß, nämlich durch Zusammenwirkung von der Reizbarkeit des Protoplasmas und der Außenwelt. Alle primären, d. h. alle nicht auf Bastardierung zurückzuführenden erblichen Umbildungen sind somit milieubedingt. Im Wesen des Lebendigen liegt genotypische Verschiebbarkeit; genotypische Festigkeit ist nur scheinbar oder nur zufällig.

Mit der Annahme einer kontinuierlichen Entwicklung folgt auch der Satz, daß eine erbliche Umbildung nicht nur durch Neubildung von Erbinheiten, sondern auch durch Veränderung alter Erbinheiten geschehen kann.

In systematischer Hinsicht zeigt die lückenlose Reihe von Zwischenformen zwischen dem extremen *L. grimaldii* und dem extremen *L. macrurus*, daß die Verteilung der Formen auf die genannten zwei Arten eine ganz willkürliche ist.

Ferner stehen manche der *Macrurus*-Populationen in keiner unmittelbaren Verwandtschaftsbeziehung zueinander, sie sind unabhängig voneinander entstanden und nur mittels der *Grimaldii*-Urform verwandt. Es gibt keinen Grund anzunehmen, daß *Linnocalanus* in dieser Hinsicht unter den Tier- und Pflanzenarten allein dastehe.

In solchen Fällen kann das System kein wahrer Ausdruck der phyletischen Entwicklung sein, es bringt im Gegenteil die Gefahr der Hervortäuschung einer nicht befindlichen unmittelbaren Verwandtschaft mit. Auch in tiergeographischer Hinsicht liegt eine Gefahr vor, denn man kann in solchen Fällen leicht versucht sein, die gegenwärtige Verbreitung einer Art als Folge einer Zersplitterung von einem früheren, einheitlichen Verbreitungszentrum aus zu erklären, während ein solches in der Tat nicht bei dieser Art, sondern nur bei ihrer Stammart existiert hat.

Literaturverzeichnis.

- Baur, E.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.
- Brehm, V.: Die Entomotraken der Danmark-Expedition. — Danmark-Expeditionen til Grönlands Nordøstkyst 1906—1908. Bind 5, Nr. 5. — Meddelelser Om Grönland XLV. Köbenhavn 1911.
- Burri, R.: Über scheinbare Neuerwerbung eines bestimmten Gärvermögens durch Bakterien der Coligruppe. — Zentralbl. f. Bakteriologie **28**, Abt. 2 1910.
- Ekman, S.: Über das Crustaceenplankton des Ekoln (Mälaren) und über verschiedene Kategorien von marinen Relikten in schwedischen Binnenseen. — Zoologiska studier tillägnade Prof. T. Tullberg. Uppsala 1907.
- Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. I. Über ein reliktes Vorkommen von *Mysis mixta* Lilljeborg im Mälaren und über Konvergenzerscheinungen zwischen ihr und *M. oculata* f. *relicta* (Lovén). — Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **5** 1913 (1913a).
- Studien usw. II. Die Variation der Kopfform bei *Limnocalanus grimaldii* (de Guerne) und *L. macrurus* G. O. Sars. — Ebenda, **6** 1913 (1913b).
- Gross, J.: Über Vererbung und Artbildung. — Biol. Centralblatt **31** 1911.
- Haecker, V.: Tiefsee-Radiolarien. — Wiss. Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee-Exp. **14** 1908.
- Vererbungs- und Variationstheoretische Einzelfragen. I. Über Transversionen (Überschläge). — Zeitschr. f. ind. Abstamm.- u. Vererbungsl. **1** 1909.
- Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig 1912.
- Hering, E.: Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie. — Almanach d. Kaiserl. Akad. d. Wiss., **20**. Wien 1870. 2. Aufl. Wien 1876.
- Hertwig, O.: Allgemeine Biologie. 2. Aufl. des Lehrbuchs „Die Zelle und die Gewebe“. Jena 1906.
- Johannsen, W.: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena 1909.
- The genotype conception of Heredity. — Amer. Naturalist **45** 1911.
- Kammerer, P.: Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I und II: Die Nachkommen der spätgeborenen *Salamandra maculosa* und der frühgeborenen *Salamandra atra*. — Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. **25** 1907.
- Vererbung erzwungener Fortpflanzungserscheinungen. III: Die Nachkommen der nicht Brutpflegenden *Alytes obstetricans*. — Ebenda **28** 1909.

- Nordquist, O.: Die Calaniden Finlands. — Bidrag f. Känned. om Finlands natur och folk 47. Hålsingfors 1888.
- Plate, L.: Vererbungslehre. — Handb. d. Abstammungslehre, 2. Leipzig 1913.
- Rosa, D.: Saggio di una nuova spiegazione dell'origine e della distribuzione geograf. delle spezie. — Boll. Mus. Zool. Torino. 24, 1909.
- Semon, R.: Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904, 3. Aufl. 1911.
- Die mnemischen Empfindungen. Leipzig 1909.
 - Der Reizbegriff. — Biol. Centralbl. 30 1910.
 - Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften“. Leipzig 1912.
- Standfuss, M.: Handbuch der paläarktischen Groß-Schmetterlinge. Jena 1896.
- Tower, W. L.: An Investigation of Evolution in chrysomelid beetles of the Genus *Leptinotarsa*. — Carnegie Instit. of Washington, Public. 48. Washington 1906.
- Weismann, A.: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Jena 1892.
- Vorträge über Deszendenztheorie. 2. Aufl. Jena 1904.
- Woltereck, R.: Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphnien. — Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1909.
- Beitrag zur Analyse der „Vererbung erworbener Eigenschaften“: Transmutation und Präinduktion bei *Daphnia*. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. auf d. 20. und 21. Jahresversammlung. Leipzig 1911.
- de Vries, H.: Die Mutationstheorie. Leipzig 1901 und 1903.
-

Kleinere Mitteilungen.

Lotsys Anschauungen über die Entwicklung des Deszendenzgedankens seit Darwin und den jetzigen Standpunkt der Frage.

Von Ernst Lehmann.

Lotsy hat es sich zur Aufgabe gemacht, in einem Aufsatz¹⁾ in großen Zügen die Wandlungen zu skizzieren, welche unsere Auffassung der Artbildung in den letzten Jahrzehnten durchgemacht hat und vermittelt uns dabei auch die Anschauungen, die er sich selbst in dieser Richtung, vor allem auf Grund der neuesten Untersuchungen gebildet hat. Die Darlegungen Lotsys haben meiner Meinung nach weitgehendes allgemeines Interesse, wenngleich ich seinen Ansichten zu einem großen Teile nicht beistimmen kann. Gerade unter diesen beiden Gesichtspunkten aber möchte ich an die Gedankengänge, die von ihm vertreten werden, hier ausführlicher anschließen und meine Besprechung aus der Form des Referates herausheben. Zudem betont ja Lotsy am Ende seiner Ausführungen ganz ausdrücklich, daß es ihm daran gelegen sei, die Kritik seiner Fachgenossen über seine Anschauungen zu hören. Und so sei denn damit auch nicht zurückgehalten.

Es kommt Lotsy zuerst darauf an, den Speziesbegriff selbst festzulegen. Er sucht uns davon zu überzeugen, daß der Speziesbegriff sich im Laufe der Jahre ungemein verändert und mit dem sich bessernden Unterscheidungsvermögen nach und nach immer mehr und mehr eingeschränkt habe. Es wird dargelegt, wie man ursprünglich Holzgewächse und Kräuter als „Arten“ auffaßte, wie dann die Auffassung der Art sich in Tournefort Einheiten zuwandte, die wir heute als Gattungen bezeichnen. Hierauf folgte die Linnésche geschaffene Art, der sich dann die Jordansche, von jenem gleichfalls als eigentliche, von Gott geschaffen betrachtete Art anschließt.

Einer ähnlichen kurzen Erörterung wie der Artbegriff wird der Varietätsbegriff unterzogen. Lotsy charakterisiert Linné und Jordan als Ver-

¹⁾ Lotsy: Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage. *Progr. rei botanicae* 4 1913. S. 361—388.

treter der Unwesentlichkeit der Variabilität, Darwin als Verkündiger der Wesentlichkeit derselben. Darwins Varietäten sind, wie deren Bezeichnung als werdende Arten klar zeigt, von geringerem Rang wie Arten; eine Definition des Varietätsbegriffes gibt aber auch Darwin nicht.

Das hat zumal de Vries versucht, fährt Lotsy fort. Ich kann nicht umhin, hier den Gedankengang für ein kurzes zu unterbrechen. Wäre es nicht an der Zeit, bei solchen historischen Erörterungen nun überall, unter völliger Wahrung der Verdienste von de Vries, der Bedeutung Nägelis wenigstens etwas mehr gerecht zu werden? Es erscheint mir, als würden in dieser Beziehung die Darlegungen von Solms-Laubach (Pflanzengeographie 1905) noch lange nicht genug berücksichtigt, sonst wäre es doch kaum möglich, Nägeli hier ganz aus der Diskussion wegzulassen und zu sagen: Zunächst versuchte de Vries unter Würdigung der Arbeiten Quetelets, Galtons u. a. zwischen unwesentlicher und wesentlicher Variabilität zu unterscheiden, d. h. er schied aus dem Begriffe Variabilität die nicht vererbaren Abänderungen, welche wir jetzt Modifikationen nennen, aus. Hier würde man doch wohl zum mindesten daran zu erinnern haben, daß wir diese Bezeichnung der Modifikationen, die wir jetzt allgemein anwenden, Nägeli verdanken, während derselbe Begriff schon in de Candolles Variationen steckt.

Doch genug davon. Lotsy skizziert weiter die Auffassung von Art und wesentlicher Variabilität, also der Varietät, wie sie sich de Vries gebildet hat und wie sie allgemein bekannt ist, nämlich Varietäten als retrogressive oder degressive Mutationen, deren Merkmale im Gegensatz zu den Arten den Mendelschen Regeln folgen. Dieser de Vriesschen Definition gegenüber stellt er die Baur und ihm, viel früher ja allerdings auch schon Gärtner und Naudin gelungenen Artkreuzungen mit Aufspaltung in der F_2 , welche zeigen, daß derartige Unterschiede zwischen Arten und Varietäten nicht durchführbar sind. Er kommt zu der folgenden Definition der Art: Alle bei Aussaat sich, bei Anwendung der besten Beobachtungs- und Messungsmethoden in einem Wort der Johannsenschen Methode, konstant erweisenden Formen sind Arten.

Mit dieser Auffassung steht Lotsy, wie er besonders hervorhebt, also wieder auf dem alten Standpunkte der Konstanz der Art und glaubt, daß Darwin sich irrte, als er diese Konstanz angriff. Dagegen steht er nicht mehr auf dem Standpunkte Linnés, der diese Arten von Gott geschaffen sein ließ, sondern hält es mit Recht für das dauernde Verdienst Darwins, gezeigt zu haben, daß die jetzt lebenden Arten aus früher bereits vorhandenen Arten hervorgegangen sind.

Bleiben wir nun erst einmal bei der Besprechung dieses ersten Teiles der Lotsyschen Arbeit und seinen Schlußfolgerungen stehen. Der zweite Teil wird einer gesonderten Besprechung unterzogen werden.

Es sei da gleich zuerst hervorgehoben, daß ich mich mit der hier vortragenen Auffassung vom Wechsel in der Auffassung des Begriffes der Art nicht einverstanden erklären kann. Es ist selbstverständlich, daß der Begriff der Art sich, wie jeder andere, verändert und entwickelt hat, nur dürfte die hier vertretene Vorstellung, so bestechend sie anfangs auch erscheinen möchte, nicht stichhaltig sein.

Zunächst halte ich es nicht für entsprechend, zu sagen, daß man zunächst nur zwei „Arten“ von Gewächsen, Kräuter- und Holzgewächse als Arten auffaßte. Schon in einer so alten Urkunde wie der Bibel steht: Und Gott sprach: Es lasse die Erde aufgehen Gras und Kraut, das sich besame; und fruchtbare Bäume, da ein jeder nach seiner Art¹⁾ Frucht trage usw. Und dann weiter: Und die Erde ließ aufgehen Gras und Kraut, das sich besamte, ein jegliches nach seiner Art¹⁾; und Bäume, die da Frucht trugen, und ihren eigenen Samen bei sich selbst hatten, ein jeglicher nach seiner Art¹⁾. Es ist zwar in der Bibel eine Unterscheidung dieser beiden großen Gruppen, Bäume und Kräuter vorhanden, aber zugleich wird von einer weiteren Differenzierung gesprochen, nämlich sowohl Bäume und Kräuter, ein jegliches nach seiner „Art“. Wir haben also hier schon eine viel weitere Scheidung, als in Holzgewächse und Kräuter, wenngleich die einzelnen Arten auch nicht aufgezählt werden, und wir weit entfernt sind, uns nun gerade hier schon an das Wort Art etwa in voller heutiger Bedeutung zu klammern.

Und wir mögen, in welches Kulturvolk wir auch immer wollen blicken, immer werden wir in der Frühzeit der Entwicklung niemals nur eine Scheidung in die beiden „Arten“ Holzgewächse und Kräuter finden, sondern lange Listen wohlbekannter Arten, welche die Gelehrten der betreffenden Völker ganz ähnlich unterschieden, wie wir.

Weiter sei hier ein Passus der Darstellung von Solms (Pflanzengeographie) über die Spezies und ihre Veränderung in der Zeit herangezogen. Es heißt da: In den frühesten Zeiten schon zwang das Ernährungsbedürfnis das Menschengeschlecht, die Pflanzenwelt genauer zu betrachten und gegebene Gruppen von Individuen, die sich durch gemeinsame Eigenschaften auszeichneten, von anderen, sich anders verhaltenden zu unterscheiden. Soweit gehen ja auch die Tiere, die ihnen übel-schmeckende oder schädliche Pflanzen auf den Weiden unberührt stehen lassen, oder wie es die Kühe auf dem Hochplateau der Vogesen mit *Nardus stricta* tun, ausreißen und wegwerfen.

¹⁾ Herr Professor Seybold in Tübingen war so liebenswürdig, mir Aufklärung über die Bedeutung dieses Wortes, wie es von den neuzeitlichen Gelehrten aufgefaßt wird, zu geben. Nach Gesenius (Hebräisches Handwörterbuch 15. Aufl. 1905) wird es übersetzt mit Variation, Artverschiedenheit und dann coll, die einzelnen Varietäten einer Gattung. Auch bei Kautsch finden wir es mit Art übersetzt. Wir können danach also wohl schließen, daß schon zu einer Zeit, aus der diese Überlieferung stammt, eine Vielgestaltigkeit von Bäumen und Kräutern unterschieden war.

Von großem Interesse für unsere Fragestellung ist sodann eine Abhandlung von Ament¹⁾, Die Entwicklung der Pflanzenkenntnis beim Kinde und bei den Völkern. Hier wird gezeigt, wie eine große Zahl von Allgemeinbegriffen entwicklungsgeschichtlich nicht als Abstraktionsgebilde, sondern als wenig differenzierte labile Vorstellungsgebilde entstehen. Das Kind lernt nicht zuerst den Abstraktionsbegriff Kraut, sondern es sind eine Menge Einzelbegriffe, welche sich ihm, vor allem aus praktischen Gründen aufdrängen. Beim Baum scheint das Ament allerdings anders aufzufassen.

Aber auch bei den Völkern bildeten sich die Pflanzenbegriffe ursprünglich zum Teil wenigstens wahrscheinlich als einige wenige unbestimmte Allgemeinvorstellungen, aus denen sich allmählich Einzelbegriffe herausdifferenzierten. Es wird also kaum jemals ein Zustand existiert haben, wo man nur zwischen Bäumen und Kräutern unterschieden hat, ganz abgesehen davon, daß eben, wie wir sahen, schon neben den Allgemeinbegriffen Baum und Strauch in sehr alten Zeiten ein Artbegriff vorhanden war.

Wie wenig übrigens ohne wissenschaftliche Vertiefung der Artbegriff sich auch heute noch über den ursprünglichen erhebt, das zeigen wieder die Aufnahmen Aments, aus denen hervorgeht, daß ein humanistisch gebildeter Deutscher nicht mehr und nicht besser umschriebene Pflanzenarten zu kennen pflegt, als sie schon seinen siebenjährigen Kindern zu eigen sind.

Wir kommen aber nun weiter zu Tournefort. Auch hier kann ich der Darstellung Lotsys nicht zustimmen. Ich habe den allgemeinen Teil von Tourneforts *Eléments de Botanique* mit großer Sorgfalt wiederholt durchgelesen. Desgleichen habe ich die *Isagoge in rem herbariam* in den *Institutiones* auf die in Frage kommenden Stellen durchgesehen. Weiter habe ich die Übersicht über die einzelnen „genres“ mit ihren „espèces“ in beiden Werken einer wiederholten Einsicht unterzogen. Ich komme aber nirgends zu den von Lotsy über die Tournefortschen Begriffe dargestellten Auffassungen. Sehen wir, wie Lotsy über die Tournefortschen genres und espèces schreibt. Er sagt: „Nachdem man besser auf Unterschiede zu achten gelernt hatte, wurden etwa den jetzigen Gattungen entsprechende Organismengruppen mit dem Namen Spezies angedeutet und angenommen, daß diese Arten die eigentlichen Einheiten im großen Reiche der Lebewesen darstellen, d. h. daß sie, der damaligen Weltanschauung entsprechend, von der Gottheit geschaffen waren. — Man könnte diese Spezies Tournefortsche Arten nennen, denn wenn sich auch der Begriff selbstverständlich allmählich entwickelt hat, so legte doch Tournefort das Hauptgewicht auf diese Organismengruppen, welche wir Genera nennen. — Zwar kannten auch Tournefort und andere damalige Forscher wohl

¹⁾ Sammlungen von Abhandlungen aus dem Gebiete der pädagogischen Psychologie und Physiologie, herausgegeben von H. Schiller und Th. Ziehen. 4 1901.

das, was wir jetzt Arten nennen, aber diese betrachtete man, wohl weil es an Beobachtungsgabe zur Trennung derselben fehlte, als unwesentliche (Tournefort gibt sogar keine Diagnosen derselben), durch verschiedene äußere Bedingungen verursachte Modifikationen der Tournefortschen Arten. — Mit anderen Worten, je nachdem eine Tournefortsche Art sich unter verschiedenen Bedingungen entwickelte, nahm sie die Gestalt einer Linnéanischen Art, wenn auch diese Bezeichnung selbstverständlich noch fehlte, an. — So waren also z. B. *Scrophularia nodosa*, *aquatica*, *Neesii* usw. bloß Standortsmodifikationen der von der Gottheit geschaffenen Tournefortschen Art: *Scrophularia* und dann weiter: Das Genus, für Tournefort eine Realität, wurde also für Linnaeus etwas Abstraktes, eine mit menschlichen Fehlschlüssen behaftete, mehr oder weniger willkürliche Zusammenfassung mehrerer echter Arten usw. oder: Alle Forscher, welche geglaubt haben, bis zu den von Gott geschaffenen Einheiten durchgedrungen zu sein, Tournefort, Linnaeus, sowohl wie Jordan usw.“

Ich möchte nun zeigen, wie diese Darlegungen Lotsys sicher nicht mit den Tournefortschen Anschauungen übereinstimmen. Einmal, und das erscheint mir in diesem Zusammenhange das hauptsächlichste, spricht Tournefort nirgends von einem Gottgeschaffensein seiner Genres, und damit zugleich, es sind Tournefort diese Gattungen sicher keine Realitäten. Das erhellt aus folgenden Sätzen Tourneforts: Pour avoir une idée claire du mot de genre au sens qu'on doit le prendre dans la Botanique, il faut remarquer, qu'il est absolument necessaire dans cette science, de ramasser comme par bouquets, les plantes qui se ressemblent, et les separer d'avec celles qui ne se ressemblent pas. — Nous considererons donc les plantes, parmi lesquelles la même structure des parties se trouvera, comme des plantes renfermées dans le même genre. Und dann auf S. 38: Il semble qu'il n'y a rien de mieux pour éviter les noms composez de plusieurs mots, que de multiplier les genres autant qu'il se pourra; parce qu'alors on aura moins d'espèces à renfermer sous le même genre. — Il est beaucoup plus commode de réduire la plûpart des plantes connues à six cens genres, que de les réduire par exemple à deux ou trois cens.

Wie können einem Manne die Gattungen Realitäten oder von Gott geschaffene Einheiten sein, wenn er nach Belieben 2—300 oder 600 aufstellen will, je nach der Zweckmäßigkeit? Die Zweckmäßigkeit, der Wunsch sich durch das Labyrinth der Pflanzen zu finden, das war der Beweggrund, welcher Tournefort zur Aufstellung seiner Gattungen veranlaßte. Man soll das Ähnliche wie zum Bukett sammeln und in Gattungen zusammenstellen, so faßte er seine Gattungen auf. Dabei sollten die Gattungen aber auch zweckmäßig gefaßt und nicht erst mit dem Mikroskop zu erkennen sein. Es waren diese Gattungen nichts anderes, als Abstraktionen; von Gottgeschaffenheit ist keine Spur an diesem Begriff, wenn natürlich die damalige Zeit auch das Gottgeschaffensein der Pflanzenwelt annahm. Oder sollen wir das vielleicht aus dem Passus S. 20 entnehmen können:

J'espère que l'on connoitra dans la suite, que l'auteur de la nature qui nous a laissé la liberté de donner les noms qu'il nous plairait aux genres des plantes, a imprimé un caractere commun à chacune de leurs espèces, qui doit nous servir de guide pour les ranger à leur place naturelle¹⁾. Auch hier aber wäre doch höchstens an ein von Gottgeschaffensein der Arten zu denken, denen dann ein Zugehörigkeitszeichen aufgedruckt wäre.

Nun denke man aber, daß Tournefort sogar zwei Sorten von genres aufstellte, nämlich solche 1. und solche 2. Ordnung. Bei denen 1. Ordnung braucht man zur Unterscheidung nur Blüte und Frucht, bei denen 2. Ordnung werden aber außerdem noch besondere Unterschiede herangezogen. Man müßte also glauben, Tournefort wäre der Ansicht gewesen, Gott habe Arten 1. und 2. Ordnung geschaffen!

Weiter wurden diese Gattungen Tourneforts nicht als Spezies hingestellt. Es wurden den genres ja espèces direkt gegenüber gestellt.

Und wie kann man diese Tournefortschen genres Tournefortsche Arten nennen wollen? Es werden denselben ja doch dieselben Arten im großen und ganzen gegenübergestellt, wie wir sie heute und wie sie Linné auffaßte, natürlich im einzelnen mit Differenzen verschiedenster Richtung. Ja, Lotsy will sogar die Anschauung bei Tournefort suchen, daß er die von ihm espèces genannten Sorten gleich den Nägelischen Modifikationen auf äußere Umstände zurückführen wolle. Vergleichen wir dazu, was Tournefort über seine espèces sagt: Mais comme les plantes de même genre différent encore entre elles par quelque particularité, nous appellerons espèces toutes celles qui outre le caractère générique auront quelque chose de singulier que l'on ne remarquera pas dans les autres plantes du même genre: Par exemple toutes celles que nous appellerons des Renoncules auront un caractère commun tiré de la structure de quelques-unes de leurs parties qui établira leur genre, et qui ne conviendra qu'aux seules Renoncules. Mais comme toutes les Renoncules ne se ressemblent que dans ce caractère commun, et quelles sont différentes dans quelques autres de leurs parties la différence de ses parties établira les différentes espèces de Renoncule. Wo findet man hier auch nur den geringsten Wesensunterschied in den Charakteren, der uns schließen ließe, daß Tournefort seine espèces als Modifikationen in unserem Sinne auffasse?

¹⁾ Dazu noch die folgenden Sätze: Il se trouve quelquefois certaines plantes, qui approchent de plusieurs genres. Nous les rangerons parmi ceux aux quels elles ressemblent par le plus grand nombre de leurs parties. — D'ailleurs tous les genres du second ordre ne sont pas déterminez, et plus on découvrira de nouvelles plantes, plus on sera obligé de partager les genres du premier ordre en ceux du second. — Les caractères des genres doivent avoir deux conditions: 1. être aussi semblables qu'il se peut dans toutes les espèces; 2. être sensibles et faciles à remarquer; sans qu'on soit obligé d'employer le microscope pour les découvrir. — Car enfin établir les genres des plantes n'est précisément que découvrir ce que plusieurs plantes ont commun entre elles.

Weiter will Lotsy auch besonders daraus, daß Tournefort gar keine Diagnosen für seine espèces aufstellt, den Schluß ziehen, daß er die espèces als etwas Unwesentliches auffaßte. Aber Tournefort will gar nicht die especies mit langen Namen beschreiben. Er will, wie er gerade mehrfach hervorhebt, die langen Diagnosen vermeiden. Il faut mettre une très grande différence entre nommer les plantes et les décrire (S. 38). Und er wollte seine espèces einfach benennen, er wollte möglichst kurze, prägnante Namen schaffen; Diagnosen und Beschreibungen gab es schon übergenug. Dazu zitiert er ja überall die Stellen, wo solche zu finden sind.

Wir finden also keine Übereinstimmung der Lotsyschen Auslegung mit den Sätzen Tourneforts. Auch ist eine so gerade Entwicklungsreihe des Artbegriffs, wie Lotsy ihn darstellt, schon deswegen unmöglich, da ja schon vor Tournefort die Patres oft vorzüglich gefaßte Arten haben, oftmals besser als bei Linné (vgl. dazu auch Nägeli (1865, S. 4), Britton (American. Naturalist 1910, S. 225ff.).

Die von Gott geschaffene konstante Art kommt dann aber in bekannter Weise bei Linné zum starken Ausdruck. Wir brauchen uns dabei nicht lange aufzuhalten. Nur sei kurz darauf hingewiesen, daß wir gerade bei Linné auch Arten finden, welche dem Lotsyschen Postulat für Tournefort recht wohl entsprächen, daß nämlich die Art unserem heutigen Gattungsbegriffe gleichwertig sei. Man denke nur an *Ophrys insectifera* L., die der ganzen heutigen Gattung *Ophrys* mit ihren vielen Spezies entspricht (Solms, S. 10).

Wie Linné so hat dann auch Jordan seine petites espèces als von Gott geschaffen aufgefaßt.

Bis zu Darwins Auftreten hatte der Artbegriff seine historische Bedeutung, seine festumschriebene Gültigkeit, eben die gottgeschaffene Einheit. Wir sehen hierbei natürlich ab von einzelnen Vorläufern Darwins, es sei an Duchesne, Lamarck u. a. erinnert, die ja aber mit ihren Ansichten nicht durchdrangen.

Mit Darwins Auftreten aber wurde die Art zu etwas Fließendem, sich Veränderndem, zu etwas, was für das Denken eine künstliche Begrenzung verlangte. Das war ein Dilemma, ein Zwiespalt, das forderte unbedingt zur Klärung auf. Ja wir können mit Bessey (1910, S. 219) sagen: As long as species were supposed to be actual things, created as separate kinds at the beginning that botanists discovered, — there was no serious species question.

Nun, man hat solche Klärungsversuche bis in die neueste Zeit viele gemacht. Wir brauchen ja nur an die mehrfach zitierten Abhandlungen der amerikanischen Autoren zu denken. Und man braucht nur Bücher über Deszendenztheorie, Physiologie, Vererbungslehre usw. aufzuschlagen, man wird solche Versuche genug finden. Eine allgemeine Übereinstimmung ist aber nicht erzielt worden. Indessen hat der praktische Gebrauch bis heute wohl allgemein so entschieden, daß an die Stelle der gottgeschaffenen

Art eine durch verwandtschaftliche Bande zusammengehaltene Gruppe erblich konstanter Formen getreten ist.

Lotsy hat aber diese Klärung nun in anderer Weise versucht, eben dadurch, daß er die reinen Linien Johannsens als Arten bezeichnet. Dabei hält er, umgekehrt wie Darwin, zwar die Konstanz der Art fest, entfernt sich aber von dem Begriffe der Gottgeschaffenheit der Arten der früheren Autoren, ebenso wie von der seither üblich gewesenen Begrenzung. Wir sehen also, es wird damit wieder etwas eingeführt, was weder mit dem historisch gewordenen Begriffe, noch mit der Darwinschen Artauffassung zusammenzubringen ist.

Überlegen wir uns nun aber einmal, was wir denn eigentlich heute suchen, wenn wir nach der Art fragen. Früher wußte man das, wie wir sahen, ganz genau, man suchte die von Gott geschaffene, konstante Form. Nur die Spezies galt als ein natürlich gegebener Zusammenhang (Wundt, Logik der exakten Naturwissenschaften, 3. Aufl. 1907, S. 601) oder: Der bisherigen Systematik wurzelte der Begriff der Spezies im Gebiet des Glaubens (Nägeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, 2. Aufl. 1865). Auch Lotsy sieht heute offenbar in der Art die sich konstant erweisende Form. Dadurch aber kommen wir also dazu, zwei durch die geringsten quantitativen Differenzen sich unterscheidende Bohnenlinien als Arten zu bezeichnen. Damit aber haben wir doch offenbar etwas ganz anderes, als das, was Linné mit dem Artbegriff verbunden hat, oder was wir wohl heute alle noch, abgesehen von der Gottgeschaffenheit, damit verbinden, indem wir, wie ich eben sagte, durch verwandtschaftliche Bande vereinigte Formen zu einer Art zusammenstellen. Wir müssen uns nun allerdings damit vertraut machen, daß der Nachdruck bei dieser Form der Artabgrenzung auf der Weite des Begriffsumfanges, nicht auf prinzipiellen Differenzen beruht, aber auch die Differenzen zwischen Familie und Gattung liegen in der verschiedenen Größe des Begriffsumfanges, auch für diese Begriffe sind keine wirklich durchgreifenden philosophischen Definitionen gefunden. Sie unterscheiden sich in gewisser Hinsicht ähnlich, wie Reinke sagt, wie die Hunderter, Zehner, Einer, Zehntel usw. Und dennoch brauchen wir diese Vorstellungen, dennoch wenden wir alle sie und auch Lotsy dauernd bei unseren wissenschaftlichen Vorstellungen an. Ja wir wissen, wie wieder Wundt (S. 604) hervorhebt, daß auch eine scharfe Scheidung zwischen Tier und Pflanze nicht auszuführen ist. „In Wahrheit aber wird man in dieser Unmöglichkeit, überall zutreffende Unterscheidungsmerkmale auffinden, nur eine Bestätigung der Tatsache sehen können, daß auch die allgemeinsten Begriffe der organischen Systematik derzeit künstliche Grenzen bezeichnen, um die sich die Natur selbst nicht kümmert.“ Warum wollen wir aber dann den Begriff Art übertragen und ihn für die reinen Linien Johannsens verwenden? Wir haben den Begriff der Gattung, ohne ihn heute exakt bis ins einzelne allgemein gültig definieren zu können, wir haben weiter den Begriff und die Bezeichnung

Art, die uns doch etwas vorstellt, die historisch geworden ist, wie wir sahen, die uns in vielen Fällen wertvoll und unentbehrlich ist, wenngleich von manchen Seiten maßloser Mißbrauch damit getrieben wird, warum sollen wir diesen Begriff aufgeben, und etwas anderes damit benennen, was doch auch schon seinen guten Namen hat und eben als reine Linie zu bezeichnen ist? Oder als was wollte Lotsy *Phaseolus vulgaris* bezeichnen, wenn er eine Größenklasse Art nennt? Wir würden nie den Begriff des Äthers, auch wenn sich die Äthertheorie nicht als haltbar erweisen sollte, auf etwas Neues übertragen, was uns die Erscheinungswelt besser erklärt. Wir würden eben dann einen neuen Namen für den neuen, unserem Erkenntnisstande entsprechenden Begriff einführen. Das ist in unserem Falle geschehen, wir haben den Begriff der reinen Linien.

Vielleicht ist es mir erlaubt, einige Sätze anzuführen, welche ich in meiner experimentellen Abstammungs- und Vererbungslehre jüngst aussprach. Ich sagte dort S. 12: Wollten wir aber, um wieder auf unseren früheren Gedankengang zurückzukommen, all das, was erblich voneinander verschieden ist, als differente Arten bezeichnen, so würden wir auf außerordentliche Schwierigkeiten stoßen. Wir würden ja zwar dann die Mannigfaltigkeit der erblichen Typen in der Natur entsprechend benennen, aber die Übersicht über die Organismenreiche würde auf diese Weise vollkommen verloren gehen¹⁾. Wir würden uns dabei auch von dem Begriffe der Art, wie Linné ihn gegründet hat und wie er sich seitdem im Laufe der Zeit entwickelt hat, erheblich entfernen.

Mit dem Begriffe der Art müssen wir also rechnen. Nur können wir heute nicht mehr wie damals, als man die Art als etwas von Gott Geschaffenes auffaßte, etwas real Gegebenes, nach einer Art suchen, wie nach einem Gegenstande, wie nach Inseln im Ozean (Bessey). Seit Darwin ist die Art etwas, was mit unserer jetzigen Kenntnis bis zu einem gewissen Grade von der menschlichen Konvention abhängig ist, etwas begrifflich Begrenztes, oder wie Wundt (S. 600) sagt, wie Gattung, Familie usw. Erzeugnisse einer generalisierenden Abstraktion. Und Bessey sagt: The species are mental conceptions, nothing more.

Daß wir die Art deswegen nicht als exakte Grundlage für die Abstammungs- und Vererbungslehre brauchen können, das ist wieder eine ganz andere Frage. Die Konzeption des Artbegriffs war früher da, und es wird diese Vorstellung bleiben, und auch praktisch unentbehrlich bleiben, gerade wie die Gattung und die Familie. Wir sollen nur eben nicht zu viel verlangen, wir sollen in ihr nicht eine solche Grundlage suchen, auch wenn das lange und auch von Darwin versucht wurde. Ebenso aber, wie es eine Aufgabe der Systematik ist und bleiben wird,

¹⁾ Bessey betont sehr richtig: The inordinate multiplication of species has hindered instead of advanced our knowledge. and this fact is sufficient to condemn its utterly and weiter: We are in danger of destroying the usefulness of taxonomy in our zeal for describing every differing form as a separate species u. a.

die Gattungen, die Familien so zu bilden, daß sie möglichst natürliche Grenzen decken, ebenso wird es zweifellos eine Aufgabe der Systematik sein und bleiben, die Arten möglichst natürlich zu bilden¹⁾, auch wenn es wohl in gewissen Grenzen immer vom Willen des einzelnen abhängig sein wird, wie weit das Königreich sein soll, welches einer Art zugewiesen werden soll. Ja es mögen dauernd Fälle vorkommen, wo vielleicht der eine das als Art bezeichnet, was der andere Gattung nennt und umgekehrt. Das hindert aber nichts am Vorhandensein und der Notwendigkeit des Artbegriffs. Das zeigt ja schon, daß wir verwandte und nicht entfernt stehende Formen zur Art vereinigen. Es kommt nur darauf an, daß wir uns alle über die Natur unseres Artbegriffs, vor allem eben den Modus der Begrenzung, nicht über seine Definition klar sind, und daß wir nicht die kleinste erblich konstante Einheit als Art auffassen wollen. Auch wenn wir das aber wollten, dann könnten wir nicht mehr in einer reinen Linie die Art erblicken, sondern nur in einer Erbeinheit. Zudem bliebe es dann auch bei der Bezeichnung einer reinen Linie als Art mit dem von Lotsy hervorgehobenen Konstanzbegriff durchaus relativ. Denn jede beliebige Kreuzung, die doch eben artschaffend sein soll, würde dieser Art ein Ende machen können. Und wie paßt die Tatsache hierher, daß reine Linien in der Natur nur in Ausnahmefällen vorkommen?

Gehen wir aber dann noch einen Schritt weiter. Wir können uns unter den dargelegten Verhältnissen und Verzichtleistungen sehr wohl eine Form der Definition für den Begriff der Art schaffen. Wir können unter einer Art eine Summe von Biotypen betrachten, welche durch Selektion oder andere Faktoren geschaffene Lücken von anderen Biotypengruppen mehr oder weniger stark getrennt sind und welche sich in irgendeiner Form des Gleichgewichtes befinden — Reinke nennt es morphologisches Gleichgewicht — demzufolge sie dem ausmerzenden Einflusse des Kampfes ums Dasein oder der äußeren Bedingungen widerstehen können. Daß irgend solche innere Gleichgewichtsformen, welche besonders leicht realisiert werden und besonders haltbar sind, bestehen, das zeigen ja die Korrelationen seit langem und dafür bieten die Faktorenkuppelungen und Abstoßungen in den Untersuchungen der Neuzeit immer neue Anhaltspunkte. Daß aber diese Biotypengruppen verschiedene Breite haben, daß sie oftmals nicht sicher oder eben nur durch menschliche Konvention abgegrenzt werden können, daran wird keine Definition irgend etwas ändern. Das wird sich bei den Arten nie anders verhalten, als bei den Gattungen, das liegt in der Natur der Art, am letzten Ende eben in der Natur des Protoplasmas.

Und auch wenn man schließlich soweit käme, sämtliche Eigenschaften auf einzelne Erbeinheiten zurückzuführen, würde man sich darüber einigen

¹⁾ Hierbei sei aber keineswegs vergessen, daß die Methoden der Systematik sehr verbesserungsfähig sind und wir stimmen mit Cowles zugleich mit zahlreichen andern überein, wenn er sagt (S. 270): *Taxonomy must be scientific ... taxonomist must work as less in the herbarium, but more in the field and in the garden.*

müssen, durch wieviel oder welche Erbeinheiten ein genügender Umfang für eine Art garantiert wird. Immerhin aber würde uns auf dieser Grundlage der Satz Nägelis (1865, S. 35) verständlich sein: Die Art wird der künftigen Systematik eine wissenschaftliche Kategorie sein, für die es bestimmte, in der Natur zu beobachtende, durch das Experiment zu prüfende Merkmale gibt.

Wir bedürfen ja aber, und damit kommen wir zum zweiten Teile der Lotsyschen Arbeit, den Artbegriff für die experimentelle, exakte Erblchkeitslehre im Ernste gar nicht mehr. Wir haben offenbar jetzt in den reinen Linien die Grundlage, das eindeutige Ausgangsmaterial gefunden, welches uns die Arten nicht liefern konnten, welches wir aber zu unseren experimentellen Studien unbedingt benötigen (s. mein eben zitiertes Büchlein S. 35). Die exakte, experimentelle Vererbungs- und Abstammungslehre wird sich also vorerst nicht mehr fragen: Können Arten entstehen, sondern können neue reine Linien entstehen und es wird dann der Beurteilung zu überlassen sein, ob die entstehenden neuen reinen Linien entweder einzeln oder zu mehreren Abweichungen entsprechen, welche wir als Arten bezeichnen. Dabei wird aber in der Regel gar nicht zu verlangen sein, daß wohlumschriebene, durch weite Lücken abgegrenzte Arten entstehen, denn es hat ja die Selektion noch nicht ihren ausmerzenden, artumschreibenden Einfluß ausgeübt.

Es wird nun von Lotsy in dem zweiten Teile seiner Arbeit eine Darstellung des Ursprungs der Arten einmal nach Darwin, das andere Mal nach de Vries gegeben. Darwin hält nach Lotsy die Langsamkeit der Entstehung neuer Arten aus Varietäten als wesentlich, während ja nach de Vries bekanntlich kurze Zeiten für die plötzliche Neuentstehung von Arten genügen. Lotsy weist beide Theorien für die Entstehung neuer Arten zurück, er will dieselbe rein auf Grund von Bastardierungsvorgängen erklären¹⁾. Wie weit wir dem Autor bei diesen Auseinandersetzungen folgen können, wird sich gleich ergeben; in einem Punkte müssen wir ihm vollkommen recht geben, nämlich darin, daß er sagt: Eine gut begründete biochronische Formel aufzustellen, wird wohl nie gelingen. Die Erschütterung der Grundlagen der Mutationstheorie, wie sie die neueste Zeit, wie wir gleich noch näher zu sehen haben, doch sicher gebracht hat, stellt es wieder einmal in das rechte Licht, wie gefährlich es ist, aus irgendeiner Reihe von Beobachtungstatsachen, mag sie noch so groß sein, dann gleich so weit schließen zu wollen, daß wir mit ihr Dinge wie das Alter der Lebewelt auf der Erde ausrechnen wollen!

Daß Darwins Auffassung der langsamen Entstehung von Arten nicht richtig sein kann, wird von Lotsy vor allem daraus gefolgert, daß er und

¹⁾ Vgl. dazu Linné (*Amoenitates academicae*, Bd. 6): *omnes species ejusdem generis ab initio unam constituerint speciem, sed postea per generationes hybridae propagatae sunt.*

Baur bei ihren *Antirrhinum*-Artkreuzungen plötzlich neue Formen haben ins Leben treten sehen, welche nach einigen Generationen rein und konstant waren, Formen, welche nach Lotsy ungefähr den Wert von neuen Arten haben. Ich gebe die Bedeutung dieser Tatsache, wie sich bald noch klarer aus meinen Ausführungen ergeben wird, in vollem Umfange zu. Aber, möchte ich einwerfen, sollten wir wirklich aus solchen einzelnen Beobachtungen mit Sicherheit schon jetzt so weite Schlüsse ziehen können? Hat es Zweck, jetzt schon wieder zu verallgemeinern? Sollte es in anderen Fällen nicht auch anders sein können? Wir möchten dabei wohl auch an große pflanzliche Gruppen ohne Sexualität, auch hochentwickelte, wie die Laminarien denken. Hier müßte die Sexualität verloren gedacht werden und heute müßte Artbildung ausgeschlossen sein.

Für die Mutationstheorie liegen die Sachen anders. Hier ist es vor allem ein Fall, auf welchem diese Theorie aufgebaut ist. Und dieser Fall, die Versuche mit *Oenothera Lamarckiana*, sind, wie den Lesern dieser Zeitschrift bekannt ist, schon seit langem, besonders aber neuerdings nach den Untersuchungen Heribert Nilssons, aber auch schon von Davis usw. für die Mutationstheorie zum größten Teile fraglich geworden. Es ist unnötig, hierauf des näheren einzugehen. Die Leser kennen das Original dieser Arbeit und Referate über frühere hier einschlägige Untersuchungen.

Lotsy kommt zu dem Satz: So müssen wir denn wohl schließen, daß weder Darwins Varietäten noch de Vries' Mutanten das Material zur Evolution geliefert haben können, denn abgesehen von möglichen Verlustmutanten, welche ja für progressive Evolution wertlos sind, sind die einmal gebildeten Arten konstant.

Ich möchte aber auch hier die Frage zur Erörterung stellen, ob wir nun mit der Ausschaltung des Oenotherenbeispiels gleich die ganze Mutationstheorie als hinfällig bezeichnen sollen. Es erscheint mir da auch erst noch viel experimentelle Arbeit nötig, ehe wir so extrem urteilen können. Und es liegen ja zu solchen Arbeiten die aussichtsreichsten Anfänge vor¹⁾.

Hiernach erhebt Lotsy die Frage: Ist Evolution bei Konstanz der Art möglich? Wir können auch die Beantwortung dieser Frage für die Leser dieser Zeitschrift als bekannt voraussetzen, da Lotsy sich 8 1912, S. 325—333 selbst darüber verbreitet hat. Lotsy bejaht die Möglichkeit einer solchen Evolution im Gefolge von Kreuzung ebenfalls in der Hauptsache im Anschlusse an seine Artkreuzungen bei *Antirrhinum*. Er weist vor allem die Veränderung durch äußerer Bedingungen zurück und kommt im großen und ganzen auf Kernalers Satz zurück: Über alle Zweifel erhaben, weil durch umfangreiche Versuche nachgewiesen ist und bleibt, daß die durch die Einflüsse des Bodens und Klimas unmittelbar veranlaßten

¹⁾ Vielleicht erinnerten wir uns auch bei solchen extremen Schlußfolgerungen besser mehr an Nägeli, welcher die Wirkung der verschiedensten Faktoren abwägend zur Erklärung heranzog.

Veränderungen der Gestalt nicht erblich werden, und daß alle Veränderungen der Gestalt, welche sich in der Nachkommenschaft erhalten, nur im Gefolge eines Befruchtungsvorganges zustande kommen, d. h. mit anderen Worten, daß neue Arten nur auf dem Wege der Befruchtung entstehen können.

Es ist nun sicher jedenfalls an der Zeit, daß die so wichtigen Ansichten und Beobachtungen Kerners wieder mehr gewürdigt werden. Es ist nur zu begrüßen, daß das hier durch Lotsy geschieht. Der Unterschied in der Auffassung Lotsys und Kerners besteht in der Hauptsache nur darin, daß Lotsy mit Recht in den Bastarden erster Generation keine konstanten Arten sieht, sondern, entsprechend unseren neuen Kenntnissen die F_1 von den Nachkommenschaftsgenerationen genügend trennt und die neuentstandenen konstanten Sorten eben erst in den letzteren sucht. Auch Kerner haben wohl erst Vertreter der späteren Generationen mit Mittelstellung vorgelegen, die er dann als konstante Bastarde ansprechen konnte.

Die Natur der Gene aber wird von Lotsy nicht mehr in belebten kleinen Körperchen, wie von Darwin, de Vries usw. gefunden. Lotsy sieht mit Hagedoorn in den Genen zahlreiche übertragbare Substanzen, welche alle autokatalytische Eigenschaften besitzen. Die moderne Vererbungslehre aber soll uns diese Gene in ähnlicher Weise kennen lehren, wie die Chemie durch die Analyse ihre Elemente kennen lernte.

Es ist wohl sicher, daß wir auf diesem Gebiete am Anfange einer neuen Zeit stehen. Der Vergleich ist nicht zu hoch gegriffen, wenn Johannsen bei Gegenüberstellung der Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften und der Auffassung von der strengen konstanten erblichen genotypischen Grundlage sagt: Der Streit ist ebenso scharf, wie der Streit zwischen Copernicanern und Ptolemäern: Dreht sich die Erde um die Sonne oder — wie jedermann „sehen“ kann, geht die Sonne um die Erde? Möglich, daß wir schon dabei sind, auch hier die höhere Einheit in die Hand zu bekommen, wie in dem eben genannten Beispiele die Gravitation.

Nur eine Entstehung der Arten werden wir auf diesem Wege nie exakt erforschen können. Es sei wiederholt: Das, was wir Arten nennen, bleibt immer bis zu einem gewissen Grade, d. h. abgesehen von der Verwandtschaft der darunter vereinigten Formen, von menschlicher Konvention abhängig. Wir wollen vor allem auch in Zukunft nie vergessen, worauf schon so oft hingewiesen wurde, was aber immer wieder nicht beachtet wird, daß die Arten abstrahierte willkürlich umgrenzte Begriffe sind und daß es demnach zwecklos ist, nach ihnen zu suchen, wie nach etwas absolut Feststehendem.

Aber die Elemente dieser Arten, die werden wir zu erforschen haben, und bei dieser Erforschung glaube ich mich mit Lotsy auf demselben Wege.

Further researches in the statistics of *Coffea*.

(Second communication.)

By P. C. van der Wolk (Buitenzorg).

Eingegangen: 10. Mai 1913.

§ 1.

My further investigations respecting the statistics of the varieties of *Coffea* have led in the first instance to results which may up to a certain point be indeed called a direct proof of the interpretation given in my former treatise¹⁾ dealing with increased or diminished variation in the number of leaves in consecutive branch-pairs of one and the same tree per one meter branch length of *Coffea Uganda* and *C. Robusta* respectively. I was then enabled, on the basis of curves and tables, to demonstrate a striking parallelism between the greater variability designated in *Uganda* (as contrasted with *Robusta*) and the fact that in the former plant the greater number of leaf-length-properties are irregularly distributed over the plant, while on the other hand with *C. Robusta*, in which in every part of the tree the greater number of properties of leaf-length occur in the same way, in the same proportions, in the same constellation, the above designated variation in the number of leaves per meter of branch length is practically nil.

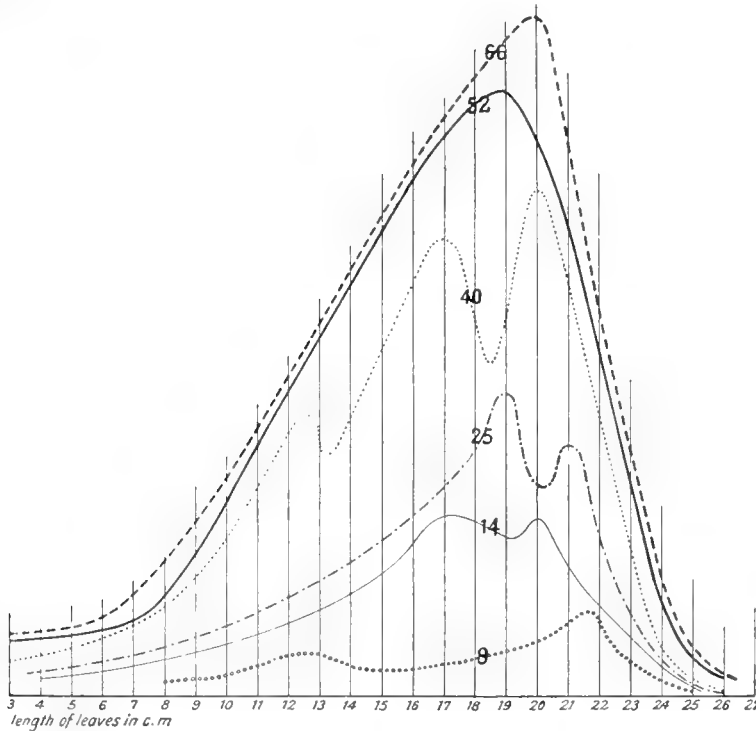
In the same manner as with the properties of leaf-length I subsequently investigated the lengths of the internodes of the side branches. Since with each branch-pair the length of the internodes of both branches practically coincide in their variations and dimensions we may consequently take it as sufficient in future to record only one of the branches of each branch-pair. A certain periodicity in the length of internodes naturally manifests itself in every such branch. We see however by this time that this periodicity in the successive branch-pairs of one and the same tree appears as those which I have been able to demonstrate in the previous publication on leaf-length properties; viz: at **different** heights of the tree a **definite** curve is repeated, definite curve-tops persistently make their appearance again and again²⁾. We must regard this phenomenon as the expression of the fact that a greater number of different properties are to be found in the tree which bring about the lengths of the internodes, but that these qualities are not continually actuated in the same way; so that at different heights of the tree different of these qualities predominate: I need not however go further into this question, since it is amply set forth in my former treatise. A similar kind of presentment of a frequency curve I have named the analysis of frequency curve.

¹⁾ See vol. 10 of this periodical.

²⁾ See, for instance, curve III of the first communication in vol 9.

I shall indeed presently try to make out whether, following these analytical methods, there exists a **direct connection** between the frequency of leaf-length and that of internodal length.

In the curve immediately following below (Curve I) the frequency-curve of the leaf-length of an example of *C. Uganda* has been analysed in the same manner that has already occurred. The measurements began at the base and advanced towards the top. At different lengths of the tree the results already obtained have been brought to expression by a curve.



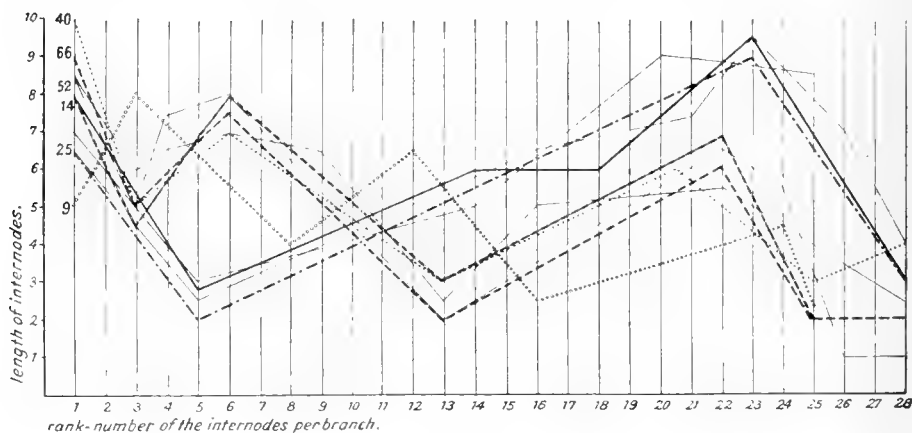
Curve I.

Although perhaps not so nicely as in the former communication, it is however very well to be seen here that at different heights of the tree definite tops again recur. — Curves with the same tops are represented by the same definite colour. The numbers in the curves relate to the order of succession of the branch-pairs. The tree had 66 branch-pairs; the curve with the number 66 is consequently the definitive frequency-curve of the leaf-lengths of the whole tree. The curves are thus following after 9, 14, 25, 40, and 52 branch-pairs. Now the internodal lengths of **this self-same** tree. These also have been represented by curves, in which the internodes of **those** branch-pairs have been selected which correspond

with the numbers of the curves in Curve I. In this manner the internodal lengths have been represented in curves of the 9th, 14th, 25th, 40th, 52nd, 66th branch-pairs (see curve II). It must be observed here that these curves only represent the principal and most characteristic alternations in the lengths of the internodes. Now look at curve II.

We here perceive the following fact: in curve I we saw that the same tops manifested themselves after branch-pairs 14, 40, and 66, so the red coloured curves belong to each other. If we now compare with this the curves of the lengths of the internodes of the 14th, 40th, and 66th branch-pairs, also red-coloured, then we see that these latter curves practically coincide.

Exactly the same thing is to be seen with the violet coloured curves 25 and 52; Thus, what coincides in curve I also coincides in curve II.



Curve II.

In curve II we thus observe a **grouplike** position of the curves. In like manner the lengths of the internodes of some branch-pairs both **preceding** and **following** those (colored) selected are brought into curve by stippled black lines. These lines are seen also to coincide with those (colored) selected. With regard to these fine-dotted black lines it may be said that **no transition** exists between the different curves, but that they suddenly overlap from one habitus to another. Those parts of the tree are consequently **sharply defined** ones; thus, the tree consists in sharply individualised parts without transition, without relation. I will therefore demonstrate this in the same manner as I have previously done, and I will even hold the results arrived at in this paragraph as a direct proof of my interpretations. In *C. Uganda* there are more forms of leaf-length-properties, and also a greater number of properties of internodal length; this greater number of properties of leaf-length and also of internodal length is certainly

irregularly distributed over the tree. In some distinct parts of a single tree **other** property-forms prevail, **other** factors of a distinct quality, or even a group of factors, prevail than are met with in other parts of the very same tree.

I mean that I have directly proved the case in this paragraph.

§ 2.

The fact that the various factors dealing with one special definite property can be irregularly spread over the plant may so far have the practical significance that in general one must take good care, in the technique of exact research into heredity, that **all** seeds from **all** parts of the plant are included in the investigation.

Time will show how far these results are of influence on the technique of grafting, slipping etc. where these are veritably **only parts** of the mother-plant and thereby possibly have disposal of fewer factors.

Now in my former essay I have introduced the theory that the "modification" of plants which have been subjected to different external conditions might be function of the phenomenon that more factors of one property are present; so that under different circumstances **others** of these factors would predominate, whereby the habitus of the plant would be liable to alteration. The more there are of these factors the more plastic is the whole plant; on the other hand the **less** plastic, the worse equipped in the struggle for existence. In practice we have announcements made from time to time with great persistence respecting the degeneration of grafts. Deeper research will have to show how far this degeneration may actually consist with regard to the considerations above mentioned, since such a graft is really an **incomplete** mother plant with **diminished plastic capacity**, and would consequently be individually weaker.

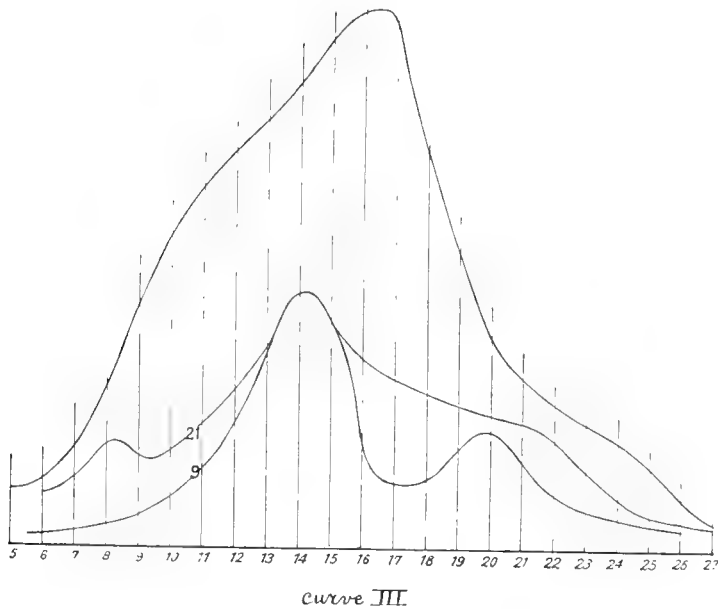
The phenomenon of the presence of more factors of a definite property is therefore of so great importance in the study of the theory of heredity that in the course of time it may even develop into a "standard".

Where results, such as those dealt with in both of my treatises, may be less strikingly if one knows with certainty that the plants concerned were very much bastardized, there the difficulty begins to arise in those cases with which literature deals, where further factors for one property appear to be present in pure lines. The question will present itself as to what is really the criterion of pure line in the sense of a homozygote; what is the boundary between bastard and pure line when we do not know their origin; and, when one is in a position to isolate a single plant which, if need, be remains eternally constant in its posterity, what standpoint has this "pure line" then to take opposed to the fact that **in this same pure line** more factors of one property are present, apart from the very great

scepticism that ROSEN has aroused in the minds of enquirers into heredity by his recent important researches. Does one wish to set the concept of pure line or homozygote in dependance on the longer or shorter time which elapses between the divisions in the offspring. I recall the well-known fact of NILSSON-EHLE, who for a long time worked with a "pure line" and had suddenly to experience one day that he actually had to do with a "heterozygote".

§ 3.

In the analysis of the frequency curves, in the same sense as it has been repeatedly developed in these transactions I have in some instances

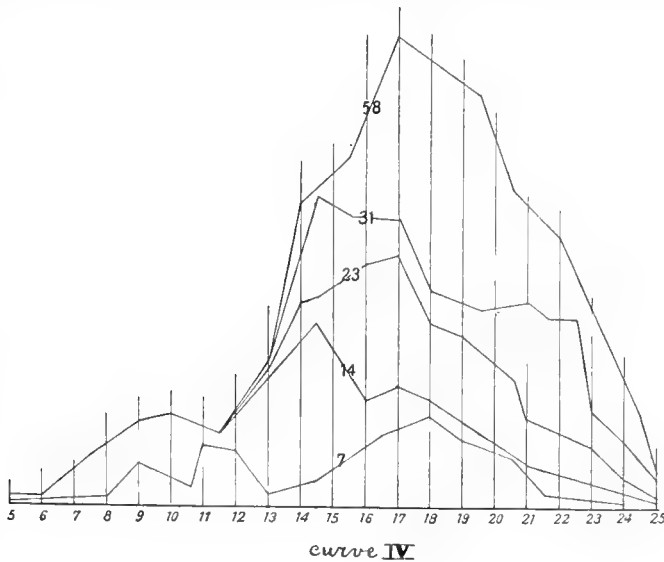


come across an appearance that will be further dealt with in this paragraph. It concerns namely the suddenly stopping latent either for ever or during a given time of one or more "properties" in the such a sense as I have always expressed in this treatise. The first instance of such a latency I met with in a *Coffea Canephora*. This instance is set down in the immediately following Curve III, and has reference to leaf-length.

It is as one sees a complexity of measurements, viz: — from 13 to and with 15 c. m., that suddenly after the 9th branch-pair no longer manifests itself. This latency is maintained in twelve successive branch-pairs: after the 21st branch-pair these vanished measurements reassert themselves in a very decided manner.

I cannot refrain from mentioning a still more remarkable case, also among the *Canephora*. This is represented in Curve IV also regarding leaf-length.

After the 14th branch-pair we see that the measurements 5—11½ c. m. disappear for good! And this indeed only after they have manifested themselves very strongly. They do not occur any more in the further development of the tree: they have become latent for good. The becoming latent of properties during the development of one and the same tree is again an indication of the manner in which we must interpret in my case of *Coffea*, but perhaps also in ordinary frequency-curves. Just as the individuality of the "properties" which makes together a curve of frequency has been continually indicated throughout these treatises, so does this local



becoming latent indicate once more a certain independance of the properties. Opposed to this becoming latent is the fact that suddenly a local definite measurement may acquire great activity. If we but dwell on our last curve we see after the 7th branch-pair a great development of the measurement 14—15 c. m. while during the same period of time the measurement 21—22 c. m. is scarcely developed at all. Moreover examples of this phenomenon can be taken from all the curves given in these treatises. Also this individual local increase of one or more measurements points to a certain independance of these measurements, of these "properties".

So we have to regard the whole curve of frequency as being principally a complexity of properties; the ordinary one-topped curve is also then the function of a more or less extensive number of factors of a definite

quality; these factors, these "qualities" are not indeed all activated to the same extent. It is very difficult to say how many properties are involved in such a curve, and I personally believe that it will never be recorded with precision, even by the help of the most intimate researches in heredity, and this by the fact that an intense affinity of factors, inseparable from each other, may be involved. How many properties are involved one cannot say. But if we subject the curves given by us to observation we shall indeed perceive remarkable manifestations. In our **first** treatise concerning Curve IV e. g. the different measurements which are effected in the course of the development of the tree, and which are consequently to be considered as independent properties, are those from 9, 15, 16, 18, 19, 21, c. m.; in curve I of the **first** treatise those of 11, 12½, 15, 16, 17, 18, 20, 22, 24 c. m. tc. tc. From these numbers we thus see that of the total number of measurements or classes of measurements, an exceptionally large number manifests itself as individual properties without our thereby knowing anything of eventual other properties. This is the reason why we have generally so to interpret the frequency curve that **theoretically** just so many properties compose it as we have set off measurements of classes on the abscis. Theoretically we must regard each of such class or such measurement as the representative of a factor. As a working hypothesis this comprehension of the substance of a frequency-curve may possibly have its value, and I will at the same time connect it with the further course of my researches respecting the coffee plant, there, where indeed we must dwell a moment on the signification of the half curves which I have principally found in my study of *Canephora*.

§ 4.

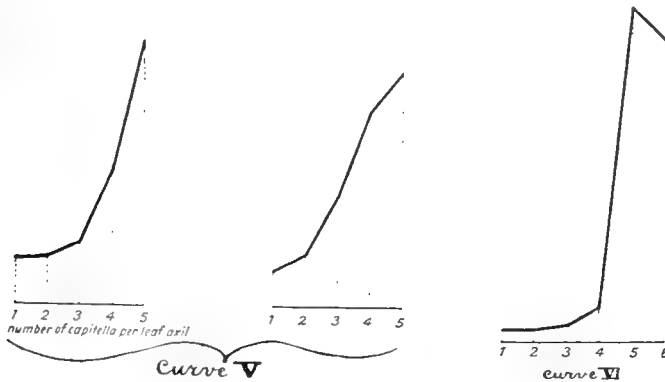
It is known that half-curves are somewhat general. How then do half-curves originate? In the material of my researches I came across them in *Canephora*; and indeed I came across them as well in the frequency curves that gave the number of capitella per leaf-axil. The coffee flowers are grouped in capitella of 4—5. In the leaf axils there are joined more of such capitella: 4 or 5 or 6. With all the other varieties of coffee the frequency curves of the number of capitella per leaf-axil gave the normal curve except with *Canephora* which in this respect gave us half-curves. Two types of these-curves are represented here in curve V.

In the interpretation of how such half-curves occur we may make use of the demonstration which I have set forth in the former paragraph in which theoretically each class or measurement or number taken from the abscis represents an independent "property". Herewith we must also observe the results that have become apparent in these two treatises regarding the individual behaviour of the properties which concern strong individual activity as well as individual latency. Curve V should then be

principally a normal curve with a top with 4: yet a very strong individuality of "property 5" becomes the cause that after the top with 4 the curve line no longer descends but continues to rise: through which a half-curve arises.

We see this remarkably in *Coffea Laurentii*. In this variety of coffee I have never found complete normal curves for the number of capitulae per leaf-axil, nor yet correct half-curves, but always something intermediate between these two. This is exemplified in the here following curve VI.

So we see here "property 6" very strongly developed so that the curve is intermediate between a normal curve and a half one. We can now imagine that, under definite circumstances which are favourable to "property 6", these becomes so active that a half-curve arises.



It is of course also possible that, on the grounds of our experience about the suddenly becoming latent of one or more properties, curve V originally represented a **normal** curve with the top in 5, but that "property 6" became latent. So it can be with curve VI in *C. Laurentii* the "property 6" "becomes latent" after having previously given rise to a half-curve. Now I believe that this question is indeed experimentally to be established. With *Canephora* I have only on a single occasion met with 6 capitulae per axil, so that thus "property 6" does not appear to be foreign to *Canephora*: so in the case of curve V the half-curve should arise through the becoming latent of "property 6".

§ 5.

In connection with the preceding paragraph I should to make finally some observations about a few correlative tables referring to the connection between the number of flowers per capitulum and the number of capitulae per axil.

		number of flowers per capitulum.											
number of capitulae per axil		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	3	—	—	—	3	2	5	—	—	—	—	—	—
	4	—	6	5	29	7	9	2	—	—	—	—	—
	5	8	14	37	150	106	72	17	5	3	—	—	—
	6	29	28	55	197	140	125	48	16	9	4	2	2
	7	—	—	4	18	8	3	2	—	—	—	—	—

Robusta.

		number of flowers per capitulum.											
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
number of capitulae per axil	2	—	—	5	5	3	2	—	—	—	—	—	—
	3	2	15	61	72	14	5	2	—	—	—	—	—
	4	7	38	149	132	62	15	12	6	1	—	—	—
	5	4	31	141	183	92	15	7	4	4	4	2	2
	6	1	13	59	51	43	10	3	5	1	1	—	—
	7	—	—	—	4	9	—	—	—	—	—	—	—

Uganda.

		number of flowers per capitulum.						
		1	2	3	4	5	6	7
number of capi- tulae per axil	1	2	2	4	—	—	—	—
	2	4	6	11	5	—	—	—
	3	10	13	17	21	12	—	—
	4	14	22	52	91	32	15	—
	5	20	29	79	183	80	31	19

Canephora.

		number of flowers per capitulum.						
		1	2	3	4	5	6	7
number of capitulae per axil	3	2	4	8	8	3	—	—
	4	27	23	73	57	9	3	1
	5	50	52	155	131	19	2	—

Canephora.

Therefore correlation is altogether out of the question. Concerning the decision of this question I refer to my former observations. For the sake of a more lucid standpoint towards the concept of correlation in general I had previously pointed out that it is important in this question to make a decisive conclusion with regard to the very marked difference in the very varied phenomena, phenomena which have nothing to do with each other, which nevertheless are comprised in the same notion of correlation. I then gave the consideration to give the classic term "correlation" solely to that phenomenon what was in all times considered as the greatest riddle, and as such has made the greatest impression and that has now disclosed itself as being a bond of the properties originated by these properties as being expressions of one and the same gene. Let us then give the term reciprocal relation of parts to the phenomenon of the relation of parts in general; what concerns the influence of external circumstances in so far as this influence is a conformable one for the parts concerned, to know a conformably good or a conformably bad influence, so that that influence is not so much an expression of a connection of parts as indeed of a reacting in the same way of the same circumstances; and to this phenomenon we might give the name of **congruence** of properties. A large group of phenomena, to which e. g. the physiological, "Compensation" and many other reciprocal influences which to the present time have been reckoned as belonging in a **restricted sense** to the sphere of the physiology of stimulation. These phenomena are of an energetic nature. I have previously thoroughly explained the principles which lie at the foundation of these phenomena. It is impracticable in this place to once more explain the somewhat intricate phenomenon, so that I shall only refer to my treatise of last year concerning this matter¹). This whole group of phenomena must be collected under one heading, for which I would wish to propose the term "**coherence**" of properties.

So we must once more focus together the analyses of the "so called correlation" concept in a general sense in a surveyable form, then we have,

	Correlation; the properties are the expressions of one and the same gene.
Mutual influence (= Wechselwirkung)	Congruence; the different properties reacting on external influences in a conformable manner.
	Coherence; the properties stand in energetic mutual relation to each other.

Buitenzorg (Java), April 1913.

¹) Über den Reizbegriff und dessen Analyse. (Publications sur la Physiologie Végétale. Macdonald. Nimègue. 1912.)

Referate.

Walter, H. E. *Genetics: an introduction to the study of heredity.* 12 mo. pp. XIV and 272. New York. Macmillan 1913.

In twelve comparatively short chapters the author has written a delightful little book on the elements of genetics. It is not a treatise on the subject and was not so intended, it is hardly comprehensive enough to be used as a textbook, but it does give the layman a good clear idea of the principles of heredity in a style that is charming without being imaginative. In the preface it is asserted that a writer not engaged in investigating genetic problems holds some advantage over the seasoned expert in writing for the beginning student. One might be inclined to doubt this statement as a generality, but Dr. Walter leaves a good argument in its support in this particular volume at least.

After a short introduction the book deals successively with the physical basis of heredity, variation, the inheritance of acquired characters, Mendelism including Johanssen's work and sex-limited heredity, and eugenics. The author does not propose new theories, nor sit in judgment on old ones. He simply gives a very readable account of recent work in a way that will be acceptable to most biologists. Of course since many theories are under discussion in present day biology, anyone might think it proper to differ from the author on certain points, but perhaps the only fair criticisms should be directed against his sins of omission and his choice of illustrative material. The general consequences of a belief in the mutation theory, the genotype theory or the Mendelian theory are hardly touched although their discussion takes up a large part of the work. In other words the conception of heredity is rather one of parts than of a whole. Again, such a subject as gametic coupling would seem to deserve mention. On the whole, however, the author is to be congratulated on a work that is eminently sane though progressive.

E. M. East.

Drinkwater, H. *Account of a family showing Minor-Brachydactyly.* Journal of Genetics. February 1912. Vol. 2. No 1. S. 21.

Drinkwater beschreibt eine Familie mit einer besonderen Art von Kurzfingerigkeit, die er „Minorbrachydactyly“ nennt. Während er früher (Proceedings of the Roy. of Edin. Vol. XXVIII, Part. I) die Brachydactylie als die Verschmelzung einer sehr kurzen 2. Phalange mit der 3. zu einem Stück geschildert hat, versteht er unter „Minorbrachydactyly“ gleichfalls die Verkürzung der 2. Phalange, die aber als selbständiges Knochenstück erhalten bleibt. Es handelt sich also, wie den beigefügten Photographien zu entnehmen ist, gewissermaßen um eine mildere Form der ausgesprochenen Brachydactylie: die Hände sind kürzer und breiter, die Finger plumper als normal, doch sehen die Hände, da kein Gelenk fehlt, den normalen ähn-

licher als den rein brachydactylen. An zahlreichen gut gelungenen Röntgenbildern von Händen junger und erwachsener Individuen der Familie führt Drinkwater die Mißbildung auf drei Faktoren zurück: die Kürze der Körper der Mittelphalangen, den Mangel an basalen Epiphysen und die vorzeitige Verknöcherung der das Wachstum bedingenden Epiphysenknorpel. Bei einem extremen Typus betrifft die Bildungsanomalie alle vier Finger außer dem Daumen, bei einem gemäßigten ausschließlich den Zeige- und den Kleinfinger. Im Röntgenbild jugendlicher Individuen fehlen denn auch die Epiphysen der diesen Typen entsprechenden Mittelphalangen. Das Wesen der „Minorbrachydactyly“ erblickt der Autor somit in dem Fehlen der Epiphysen an der Basis der Mittelphalangen, ohne daß es jedoch wie bei der Brachydactylie zu einer Verschmelzung der 2. und 3. Phalange kommt. Die 2. Phalange des Mittelfingers ist bei beiden Formen der Kurzfingerigkeit relativ schwächer als die der übrigen Finger betroffen. Dagegen fehlt der zweiten Phalange des Daumens bei der ausgesprochenen Form die Epiphyse an der Basis, während sie bei der leichteren vorhanden ist. Bei jedem abnormen Individuum der minorbrachydactylen wie der brachydactylen Familie war die Anomalie stets an beiden Händen und Füßen symmetrisch ausgebildet. Mit der Kleinheit der Finger verband sich durchweg eine Kleinheit der Statur. Ähnlich wie bei der brachydactylen Familie blieben auch bei der minorbrachydactylen die abnormen Individuen hinter der normalen Körperlänge, die Männer 8, die Frauen $4\frac{3}{4}$ englische Zoll, zurück. Der Gesundheitszustand war bei den Abnormen beider Familien offenkundig besser als bei ihren normalen Verwandten. Von letzteren blieb ein auffallend hoher Prozentsatz unverheiratet.

Der Stammbaum der minorbrachydactylen Familie umfaßt fünf Generationen. Drinkwater entnimmt ihm folgende Regeln:

1. Die Vererbung der Anomalie ist ausgesprochen alternativ: wenn sie übertragen wird, wird sie stets in vollem Umfange, d. h. bezüglich beider Hände und beider Füße, übertragen.
2. Sie geht dominant, d. h. sie wird nur von Abnormen vererbt, alle Denzendenten von Normalen sind normal.
3. Bei der Kreuzung von Normal (rezessiv) und Abnorm (dominant) fanden sich 26 Normale : 21 Abnormen, also ein Verhältnis, das dem erwarteten von 50 : 50 in befriedigender Weise nahe kommt, namentlich, wenn man berücksichtigt, daß die Individuen, über die Sicheres nicht zu erfahren war, bei der Berechnung ausgeschaltet wurden. Zudem ist die Abnormität in manchen Fällen, namentlich bei Kindern (am besten erkennt man sie an diesen bei Beugung der Finger) bei der Betrachtung schwer und sicher nur im Radiogramm feststellbar.

Auch aus diesem Grunde ist die auf eigene Erfahrung begründete Forderung des Autors, sich bei solchen Familienforschungen nur auf die persönliche Untersuchung zu verlassen, durchaus gerechtfertigt, wie ja auch Sommers kritische Betrachtung eines bisher allgemein verwerteten Falles von Sechsfingerigkeit zur Genüge dartut (vgl. Sommer: Klinik für psychische und nervöse Krankheiten VI. Band, S. 380).

Hans Roemer-Illenau.

Loeb, Jacques. The mechanistic conception of life. Biological essays. Chicago 1912. 227 S.

Eine Sammlung von Aufsätzen und Reden älteren und neuen Datums, die, wie das Vorwort betont, zur gemeinverständlichen Darlegung der

Untersuchungen und Ideen des Autors abgefaßt sind. Sie fügen sich geschickt zu diesem Zweck zusammen; nur bei den Gegenständen, die Loeb am meisten beschäftigt haben, wie künstliche Parthenogenese und Tropismen, kommt es zu einigen Wiederholungen — nicht unerfreulichen im Ganzen, da der Verfasser den Tatsachen ständig neue Seiten abgewinnt und neue Verknüpfungen schafft. Im allgemeinen sind es dieselben Gegenstände, wie in den „Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen“ (Leipzig 1906), die behandelt werden. Aber neue Experimente und Betrachtungsweisen sind hinzugefügt, und lebhafter und ausführlicher, wie wir es von ihm gewohnt sind, setzt er sich mit wissenschaftlichen Gegnern auseinander, so daß der Leser mit abweichenden Lehrmeinungen bekannt wird. Freilich, nüchterne unparteiische Abwägung darf niemand von einer derartigen Forschernatur erwarten, bedeutend auch durch die von seltenem Optimismus und festem Glauben an mechanistische Erklärbarkeit aller Lebenserscheinungen diktierte Kühnheit, mit der er es unternahm, die vitalsten der vitalen Vorgänge, Reizbarkeit und Entwicklungsanregung, mit den primitivsten Mitteln des Experimentators zu ergründen und sogar zu lenken, in einer Zeit, wo außer ihm wohl keiner an so einfache Zusammenhänge gedacht hätte.

Es ist nicht zu verwundern, wenn die großen erzielten Erfolge ihm selbst als Vorboden des nahen endgültigen Triumphs der mechanistischen Betrachtungsweise gegenüber allen Lebensproblemen, auch den psychischen, gelten, wie er es in dem ersten Essay unsres Buches, an den Hamburger Monistenkongreß gerichtet, in programmatischer Form ausspricht. Wer anders urteilt, kann hier immerhin die stärksten Argumente dieses Glaubens, und zugleich einen seiner erfolgreichsten Verfechter kennen lernen.

Brüel-Halle.

Plate, L. Vererbungslehre. Mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, für Studierende, Ärzte und Züchter. Leipzig 1913. 519 S.

Als Band 2 der Handbücher der Abstammungslehre erscheint hier ein weiteres Buch, welches sich in eingehender Weise und auf breiter Basis mit der Vererbungslehre beschäftigt. Verf. gehört zu den nicht zahlreichen Forschern, welche aus der Zeit der rein theoretischen oder auf vergleichende Anschauung gegründeten Entwicklungsforschung in das moderne Lager der experimentellen Vererbungslehre übergetreten sind und auch auf diesem Gebiete eigene, bedeutsame Untersuchungen ausgeführt haben. Man spürt das auf jeder Seite seines Buches. Die modernen exakten Ergebnisse sind in die Theorie hineingestellt und durch Hypothesen verflochten. Es ist nicht zu verkennen, daß diese Art und Weise der Darstellung die sonst hier und da etwas trockene Materie der experimentellen Daten in außerordentlicher Weise belebt. Ja ich möchte das Platesche Buch fast als das anziehendst geschriebene der modernen Vererbungsbücher bezeichnen. Damit folge ich allerdings ganz und gar nicht der Ansicht Plates selbst, welcher solchen Büchern, in denen diese theoretische Verknüpfung in den Hintergrund tritt, wie z. B. in dem Buche Baur's (vgl. sein Referat im Archiv f. Rass. u. Ges. Biol. 1911 S. 500) einen Vorwurf daraus macht. Wir wollen uns im Gegenteil des außerordentlichen Wertes dieser Bücher, welche möglichst ausschließlich auf dem Boden sicher erarbeiteter experimenteller Daten aufbauen, bewußt sein, besonders auf einem Gebiete, auf dem der Theorie ja gewiß nie zu wenig geboten wurde. Jedenfalls aber gehört diese theoretische Verknüpfung zu den Hauptcharaktern des hier zu besprechenden Buches

und damit sind Vorzüge aber auch Nachteile desselben schon zu einem großen Teile gekennzeichnet. Zugleich ist diesem Buche aber damit auch schon der besondere Platz unter den übrigen modernen Vererbungsbüchern angewiesen, in denen, vielleicht mit Ausnahme des Häckerschen Buches überall die exakt experimentelle Behandlungsweise in den Vordergrund tritt.

Als ein unbedingter Vorzug des Plateschen Buches hat besonders auch für den der Vererbungslehre noch Fernerstehenden die sehr übersichtliche, bis ins einzelne gehende Gliederung zu gelten und vor allem die eingehende Beschreibung all der verschiedenen Begriffe, Benennungen und Einteilungen, welche die moderne Erblchkeitslehre mit sich gebracht hat. Denn der Hinzukommende braucht etwas Derartiges heute auf alle Fälle. Besonders erfreulich erschien Ref. das beispielsweise in dem Abschnitt über die Unterscheidung von Dominanz und Epistase, oder die unvollkommene Dominanz usw.

Ein weiteres Charakteristikum, welches durch das ganze Buch hindurchgeht, ist die Behandlung der Gene oder Faktoren als etwas endgültig Gegebenes. Ja man hat sichtlich den Eindruck, als solle man sich die Gene durchaus als körperliche Partikelchen vorstellen, wenngleich gelegentlich darauf hingewiesen wird, daß das nicht bewiesen ist. Hier kann man nun zweierlei Ansicht sein, ob das zu empfehlen ist. Es ist sicherlich wohl gut, — und das gilt für die gesamte neuere Vererbungslehre ebenso wie für Plates Buch im speziellen — sich die Sachen so einfach wie möglich vorzustellen, und da kann man ja für typische Fälle gut die Faktoren wie bisher beibehalten. Aber wenn man dann all die Hypothesen braucht, welche für gewöhnlich und auch in dem Plateschen Buche als etwas ziemlich Selbstverständliches betrachtet werden, dann wird die Theorie gefährlich. Wie häufig finden wir schon Fälle, wo dieselbe Sachlage von zwei Autoren mit ganz verschiedenen Faktoren geklärt wird und wenn dann ein dritter herankommt, noch weitere Differenzen entstehen — Beispiele dafür findet jeder, der darauf achtet, in dem Plateschen Buch eine ganze Reihe. Geht das so weiter, wird die Vererbungswissenschaft aus einer exakten experimentellen aber wieder mehr und mehr zu einer theoretischen. Und es liegt naturgemäß gerade bei der Plateschen Darstellungsweise die Gefahr nahe, auf diesem Wege etwas weit zu gehen.

Ganz besonders gefährvoll wird das aber dann, wenn die an experimentellen Untersuchungen gewonnenen Daten auf das menschliche Vererbungsgebiet ohne Experimente übergeführt werden und Plate widmet ja gerade diesen Fällen ein besonderes über 100 Seiten starkes Kapitel. Man denke sich, wir rechnen heute schon bei unseren Experimenten mit Dominanz (unvollkommener und vollkommener), Epistase, polygenen Merkmalseinheiten (gleichsinnigen und ungleichsinnigen), Verkoppelung, Konditionalfaktoren, Erregungsfaktoren, Transmutatoren, Hemmungsfaktoren usw. usw. bei Experimenten, bei welchen wir das Elternmaterial rein vor uns haben und beliebige Kombinationen ausführen können; müssen wir uns da nicht fragen, ob es geboten ist, ein solches kompliziertes System schon heute auf menschliche Fälle hinüberzunehmen? Es ist doch ganz ohne Zweifel, daß sich hier das Tatsachenmaterial in vielen Fällen auf ganz verschiedene Weise deuten läßt. Und dann sehe ich auch hier den Vorteil solcher Deutung nicht mehr ein. Ob man sagt, das charakteristische Gen für *Diabetes mellitus* ist wohl als ein Hemmungsfaktor anzusehen, welcher die Verbrennung des Zuckers, welche im normalen Zustand erfolgt, verhindert, oder ob ich einfach sage, die Verbrennung des Zuckers wird bei der Krankheit verhindert. Wir haben uns ja hier die Gene noch gar nicht herausarbeiten können und es

ist ebenso wahrscheinlich, daß es sich hier um ein polygenes Merkmal, um ein verkoppeltes oder um überhaupt etwas anderes handelt. Wir wissen darüber eben noch nichts und Theoretisieren führt hier einstweilen auch nicht weiter.

Dann aber möchte ich ein weiteres Beispiel anführen, welches Plate zitiert, um noch eine andere Einschränkung zu begründen. Wenn in einer Familie oder einer Anzahl Familien eine Krankheit in der Hälfte der Fälle auftritt, in der anderen Hälfte nicht, so ist man bei einigermaßen größerem Material schnell mit der Erklärung da: Hier liegt eine Kreuzung von $RR \cdot DR$ vor, infolgedessen ergibt sich das Verhältnis 50:50 und damit ist die Mendelsche Spaltung erwiesen. Das Platesche Beispiel, von welchem hier die Rede sein soll (S. 355), *Diabetes insipidus*, gibt aber nun auch Kranke zu Gesunden im Verhältnis von ca. 50:50, dennoch aber haben hier die Gesunden stets gesunde, die Kranken stets kranke Nachkommenschaft. Wie soll man sich aber dies mit der Mendelschen Regel erklären? Welche Hilfshypothese wird da herangezogen?

Bei soviel Schwierigkeiten möchte man wohl bei der Lektüre gerade der auf die menschlichen Fälle sich beziehenden Kapitel des Plateschen Buches nicht selten sagen: Festina lente. Es wird eine zu schnelle und allgemeine Übertragung der noch so ungeklärten komplizierten Verhältnisse auf die menschliche Vererbung gar zu leicht die Mendelei bei der derselben noch ferner stehenden Ärzteschaft im Ansehen schmälern.

Hier und da hat Plate wohl auch bei der menschlichen Vererbung dem Wunsche, die Daten der menschlichen kranken oder gesunden Konstitution auf Vererbungsverhältnisse zurückzuführen, zuviel nachgegeben. Auf S. 24 warnt Verf. zwar selbst davor, heterogene Fälle zusammenzuwerfen und dann falsche Schlüsse zu ziehen und das ist sicher nirgends mehr am Platze, als auf diesem wichtigen, aber so unsicheren Gebiet. Dennoch aber wird hier sowohl wie auch später Langlebigkeit des Menschen auf Grund statistischer Vergleiche zwischen Vater und Sohn bzw. Mutter und Tochter usw. (im Gefolge von Pearson und Ploetz) als erblich bezeichnet. Was steckt aber einmal unter Langlebigkeit für vielerlei Heterogenes, und dann liegt nicht die geringste Veranlassung vor, etwa für Langlebigkeit ein besonderes Gen anzunehmen; wir können ja hier ohne Zweifel Modifikationswerte als ausschlaggebend heranziehen. Wir können an die Wirkungen des elterlichen Soma auf die Keimzellen, im Sinne günstiger Modifikation denken. Wir können aber auch annehmen, daß die Gesamtheit aller inneren Bedingungen oder auch einige derselben im Organismus zusammenwirken, die Langlebigkeit hervorzubringen, die wir doch deshalb nicht auf ein einzelnes Gen zurückzuführen brauchen. Aber gerade hier heißt es doch aufs strengste scheiden. Zudem spricht Ploetz in seiner diesbezüglichen Arbeit auch nur von vorläufigen Resultaten, nicht endgültigen Ergebnissen, wie es nach Plate scheinen könnte.

Im Anschlusse daran möchte Ref. sodann noch in Frage stellen, ob die Erbfaktoren so ohne weiteres unter die Klebsschen inneren Bedingungen fallen. Ref. hat bisher die Erbfaktoren immer mehr mit den seiner Ansicht nach keineswegs überflüssigen Potenzen in Parallele gestellt. „Der Klebssche Begriff der Potenz scheint mir hingegen überflüssig zu sein, denn daß eine Pflanze mit roten Blüten die Fähigkeit hat, einen roten Farbstoff zu bilden, ist selbstverständlich“, sagt Plate. Das wohl. Aber es kann auch eine weiße Blüte die Potenz oder den Faktor haben, roten Farbstoff zu bilden, nur aber durch innere Bedingungen, welche in Beziehung zu äußeren stehen, an der Ausbildung gehindert werden, dann wäre die Potenz schon nicht mehr so selbstverständlich.

So wäre es möglich noch mancherlei anzuführen, worin die Auffassungen von Verf. und Ref. auseinandergehen. Es soll davon aber hier abgestanden werden. Zur allgemeinen Orientierung sei nur noch auf einige Einzelheiten hingewiesen.

Einmal müssen wir bei der Lektüre des Buches daran denken, daß Verf. nicht völlig der Presence- und Absence-Hypothese huldigt, sondern statt dessen, wie früher seine Grundfaktor-Supplementtheorie heranzieht, was allerdings im allgemeinen das Verständnis nicht beeinflusst. Weiter sei besonders der eigenen Theorien der gynephoren Vererbung bei Blutern, Farbenblinden usw. gedacht. Schließlich sei an die Auffassungen des Verfs. in der Frage von Selektion und Vererbung erworbener Eigenschaften erinnert, von denen Ref. die erstere in gewisser Weise fortentwickelt gegen früher erscheint.

Etwas mehr Äußerliches möchte Ref. aber zum Schluß den Verf. noch bitten, nämlich für die nächste Auflage seine Literaturliste etwas mehr durchzuarbeiten. Aus verschiedenem das eine Beispiel. Sobald überhaupt in einem Vererbungsbuche, wie das ja derzeit üblich, für Ref. aber aus hier nicht auseinanderzusetzenden Gründen keineswegs selbstverständlich ist, über Pfropfbastarde gehandelt wird, so stehen da doch wohl die Arbeiten Winklers obenan. Von Winkler ist aber im Literaturverzeichnis überhaupt nichts zu finden!

E. Lehmann.

East, E. M. and Hayes, H. K. Heterozygosis in Evolution and in Plant Breeding. U. S. Dept. of Agric. Bur. of Plant Ind. Bull. 243. Washington 1912. 58 Seiten und 8 Tafeln.

Die Verfasser machten umfassende Isolierungs- und Kreuzungsversuche mit *Zea Mays* (die bekanntlich eine typisch allogame Pflanze ist) und konstatierten dabei, daß (künstliche) Selbstbefruchtung stets von einer Abnahme der vegetativen Kraft begleitet wurde, während umgekehrt Kreuzbefruchtung zwischen Pflanzen, die von geselbsteten Eltern herstammten, eine Steigerung der Wachstumsenergie mitführte. Da die Nachkommen der geselbsteten Pflanzen zugleich mehr oder weniger große morphologische Unterschiede darboten, und da die Abnahme der vegetativen Energie nach wiederholter Selbstbefruchtung immer kleiner wurde, glauben die Verfasser, daß die Abschwächung von der durch die Selbstbefruchtung bedingten Einschränkung der Heterozygotie verursacht wurde. Sie fanden diese Ansicht durch Versuche mit typisch autogamen Arten und Varietäten von *Nicotiana* bestätigt, indem Kreuzung dort in vielen Fällen beträchtlich kräftigere Pflanzen als die Eltern ergab. Die weiteren Konsequenzen der Resultate werden kurz besprochen.

Kajanus.

Rosen, F. Die Entstehung elementarer Arten aus Hybridisation ohne Mendelsche Spaltung. Beiträge zur Pflanzenzucht 3 1913. S. 89.

Schon früher hat der Verfasser über seine Kreuzungsversuche mit *Erophila verna* berichtet. Es hat sich damals herausgestellt, daß während F_1 sich intermediär und einförmig zeigte, war F_2 in hohem Grade heterogen und gab unter 100 Pflanzen kaum eine die einer anderen gleich. Die Untersuchungen brachten ferner das höchst auffallende Resultat, daß jede F_2 -Pflanze in F_3 eine konstante einförmige Nachkommenschaft gab.

Verfasser hat daraus geschlossen, daß die *Erophila*-Bastarde dem Mendelschen Spaltungsgesetz nicht folgen und nimmt ferner an, daß das

große Formenreichtum der *Erophila verna* durch Kreuzung und folgendes Konstantbleiben der F_2 -Pflanzen zu erklären ist.

Es ist schon früher gegen die Versuche des Verfassers der Einwand gemacht worden, daß die F_3 -Pflanzen in viel zu geringer Anzahl gezüchtet worden sind, um eine Spaltung sicher auszuschließen.

In den neuen Versuchen sind von jeder F_2 -Pflanze durchschnittlich ungefähr 30 F_3 -Individuen gezüchtet worden. Es ist höchst interessant, daß hier unter ca. 2000 F_3 -Pflanzen in keinem Falle Spaltung beobachtet worden ist. Dies macht es wohl wahrscheinlich, daß hier etwas von den gewöhnlichen Spaltungen Abweichendes vorliegt. Um ganz sicher zu gehen, wird es wohl aber notwendig sein, noch größere Kulturen anzustellen. Es wäre zu erwünschen, daß von einigen wenigen dieser F_2 -Pflanzen eine F_3 -Generation in so vielen Individuen gezüchtet werden konnte, wie es überhaupt reife Samen an den F_2 -Pflanzen geben. In anderer Weise wird es nicht möglich sein, hier einen endgültigen Beweis zu bringen und Zweifler zu überzeugen. Die *Erophila*-Bastarde gehören vorläufig unstreitig zu den interessantesten Objekten, die jetzt in Arbeit sind, und es ist zu hoffen, daß recht bald Kulturen in noch größerem Maßstab ausgeführt werden.

Hagem (Bergen-Norwegen).

Trow, A. H. Forms of reduplication primary and secondary. Journal of Genetics 2, S. 313.

Verfasser diskutiert eine Reihe komplizierter Fälle bei der abweichenden Faktorengruppierung, die als Koppelung und Abstoßung schon gut bekannt worden sind. Zuerst wird gezeigt, daß, wenn unter drei Faktoren, A—B—C, zwischen A und B Koppelung als $n:1:1:n$ und zwischen A und C Koppelung als $m:1:1:m$ vorkommt, dann muß zwischen B und C Koppelung als $nm+1:n+m:m+n:1+mn$ stattfinden. Diese letzte Koppelung, die also von einer besonderen Art ist — als $p:q:q:p$ — wird als sekundäre Koppelung im Gegensatz zu der anderen primären aufgestellt. Auch wenn die Gametenbildung für A und B und A und C nach dem Schema $1:n:n$ resp. $1:m:m:1$ vorgeht, muß sie für B und C nach dem Schema $1+mn:n+m:n+nm+1$ stattfinden. Da nun m und n beide größer als 1 sind, wird $\frac{1+mn}{m+n} > 1$ sein und die Faktorengruppierung für B—C ist folglich eine Koppelung. Also: Sowohl bei primärer Abstoßung wie bei primärer Koppelung zwischen A—B und A—C muß die Faktorengruppierung B—C eine Koppelung sein.

Kommt bei der Gametenbildung für A—B eine Koppelung als $n:1:1:n$ und für A—C eine Abstoßung als $1:m:m:1$ vor, dann ist die Gruppierung B—C eine sekundäre Abstoßung.

Nicht nur für sekundäre sondern auch für die primären Faktorengruppierungen wird das komplizierte Verhältnis $p:q:q:p$ als möglich erwähnt.

Geht für A—B die Gruppierung als $p:q:q:p$ und für A—C dieselbe als $r:s:s:r$ vor, dann folgt für B—C die Gruppierung

$$pr + qs : ps + qr : ps + qr : pr + qs.$$

Die theoretische Auseinandersetzung der z. T. komplizierten Verhältnisse ist interessant und muß berücksichtigt werden bei allen Kreuzungsversuchen, die abweichende Zahlenverhältnisse geben. Hagem (Bergen-Norwegen).

Collins, G. N. Gametic coupling as a cause of correlations. The American Naturalist 46, S. 569.

Verfasser kritisiert die gewöhnliche Annahme, daß die abweichende Faktorengruppierung bei Abstoßungs- und Koppelungsbildungen nur nach der von Bateson aufgestellten Reihe

3 : 1 : 1 : 3
 7 : 1 : 1 : 7
 15 : 1 : 1 : 15
 31 : 1 : 1 : 31
 63 : 1 : 1 : 63
 usw.

vorgehen kann. Das bis jetzt vorliegende Material wird kritisch untersucht, und mit Hilfe der Yuleschen „Coefficient of association“ wird gezeigt, daß die gefundene Übereinstimmung mit diesen Zahlen von keiner entscheidenden Bedeutung ist. Schon ist ja von Baur Koppelung nach dem Schema 6 : 1 : 1 : 6 gefunden, was sich in der obigen Reihe nicht einfügen läßt. In der Tat können mehrere Kreuzungsversuche, die in der Batesonschen Reihe eingefügt worden sind, ebenso gut auf anderen dazwischenliegenden Zahlenverhältnissen beruhen. — Versuche des Verfassers mit Mais zeigen, daß Korrelationen zwischen Faktoren in einigen Fällen nach der Bildung der Gameten bestimmt werden.

Hagem (Bergen-Norwegen).

Neilson, J. Species hybrids of *Digitalis*. Journal of Genetics 2, S. 71.

Verfasser hat Kreuzungen ausgeführt zwischen *Digitalis purpurea* und *D. grandiflora* und die F₁-Generation eingehend untersucht. Die beiden reziproken Kreuzungen sind gut gelungen. Die Hybriden sind in der Hauptsache intermediär, jedoch in mehreren Eigenschaften mit Annäherung an der betreffenden Mutterpflanze. Charaktere, die intermediär zur Ausbildung kommen, sind z. B. Größe der Pflanzen, Form der Blüten und Form der Laubblätter, Größe der Epidermiszellen u. a. Eigenschaften, die nur bei dem einen Elter vorhanden sind, kommen bei den Hybriden in abgeschwächtem Grade vor. Dies ist z. B. mit den stark roten Zeichnungen an den Blüten und mit den roten Flecken der Antheren der Fall. Nur wenige Charaktere sind rein dominierend. Es sind dies besonders die Dicke der Laubblätter und das Vorkommen der roten Flecken an den Antheren.

Hagem (Bergen-Norwegen).

Heribert-Nilsson, N. Ärfthlighetsförsök med blomfärgen hos *Anagallis arvensis*.

Botaniska Notiser 1912. S. 229.

Verfasser hat von *A. arvensis* eine abweichende Form mit hell rosaroten Blüten untersucht. Die betreffende Form trat in 1909 in wenigen (ca. 20) Individuen in einem Rübenfelde in Schonen auf. Bei Selbstbestäubung gaben die Pflanzen konstant rosablühende Nachkommen. Kreuzung mit der gewöhnlichen mennigrotblühenden Hauptform gab in F₁ nur mennigrote Blüten, in F₂ dagegen Spaltung in 178 rote und 65 rosa Individuen, was mit der Annahme einer monohybriden Spaltung gut übereinstimmt. Von den roten F₂-Pflanzen gaben einige konstant rote Nachkommen, andere dagegen wieder Spaltung in rote und rosa.

Die Entstehung der neuen Form ist entweder als spontane Verlustmutation zu erklären, oder sie rührt von Neukombination verschiedener Faktoren für Blütenfarbe bei einer zufälligen Kreuzung genetisch verschiedener Individuen.

Hagem (Bergen-Norwegen).

Whitney, David D. Reinvigoration produced by cross fertilization in *Hydatina senta*. Journ. Exp. Zool. 12 1912.

Der Verfasser untersuchte bei *Hydatina senta*, einem Rädertier, den Einfluß der Inzucht und der Auffrischung von durch Inzucht geschwächten reinen Linien durch Kreuzung verschiedener Linien. *Hydatina* pflanzt sich geschlechtlich oder parthenogenetisch fort. Es läßt sich infolgedessen vergleichen: 1. Inzucht mittels Parthenogenese innerhalb einer reinen Linie, 2. Wirkung geschlechtlicher Fortpflanzung innerhalb der parthenogenetisch gezüchteten Linie, 3. Wirkung der Kreuzung zweier solcher Linien. Dabei zeigte sich, „that a great amount of rejuvenescence occurs, when two weak races are crossbred and that only a small amount of rejuvenescence takes place when each weak race is inbred with itself“.

Parthenogenetische Inzucht führte in einem Fall (Rasse B) in der 384. Generation zum Tod, während eine Schwesterlinie noch in der 503. Generation bestand, „but is in a very exhausted condition“. Als Kriterium für den Grad der Erschöpfung diente das Maß der parthenogenetischen Vermehrung. In jener Rasse B lieferte zuletzt nur noch ein einziges unter 60 isolierten Weibchen wenige — nämlich zwei — Nachkommen. Von den übrigen 59 ♀♀ starben 39 vor der Geschlechtsreife ab, 20 besaßen normale Lebensdauer und bildeten Eier in den Ovarien, legten sie jedoch nicht ab.

Dagegen waren bei einer andern, erst wenige Generationen unter Inzucht entwickelte Rasse (D) unter 60 isolierten ♀♀ 59 vermehrungsfähig mit mittlerer Nachkommenzahl von 13,2 pro Weibchen und nur ein vor der Reife absterbendes ♀. Die Genauigkeit der Resultate scheint dem Ref. allerdings beeinträchtigt durch manche der Ursache nach offenbar unerklärte Schwankungen. So waren die mittleren Nachkommenzahlen in 4 aufeinanderfolgenden Generationen (303.—306.) der gleichen Linie: 3,5; 6,4; 9,6; 8,0. Die Schwankungen bei andern Linien gingen in der gleichen Zeitspanne kaum parallel. Die Erschöpfung der Rasse wird kaum vermindert, wenn geschlechtliche Vermehrung innerhalb der Rasse einsetzt. Anders aber, wenn zur geschlechtlichen Vermischung Tiere zweier verschiedener, geschwächter Rassen verwendet werden. Die auf diese Weise durch Kreuzung erzielten Individuen — ♀ — liefern Nachkommen wiederum auf parthenogenetischem Wege, deren Zahl so hoch ist wie bei einer Rasse, wo Inzucht eben erst begonnen hat. Beispiel: Rasse A brachte nach mehrmaliger geschlechtlicher Fortpflanzung, wobei jedoch nur Individuen des eigenen Rassenbestandes gepaart wurden, also Inzucht getrieben worden war, 4,1 Nachkommen (parthenogenetisch) pro Muttertier hervor, Rasse B sogar nur 3,1. Bei Kreuzung der Rasse A und B aber stieg diese Zahl auf 7,3, zahlreichere Nachkommen lieferte auch keine noch nicht durch Inzucht erschöpfte Rasse in einem Falle 7,23 Nachkommen pro Muttertier.

(Es muß auch hier beigefügt werden, daß der Effekt der Kreuzung nicht immer so deutlich, sondern großen Schwankungen unterworfen ist. Die mittlere Nachkommenzahl variierte bei einer Versuchsreihe zwischen 1 und 10, bei den Inzuchtkontrollen zwischen 0 und 7. D. Ref.)

Baltzer.

Schindler, B. Über den Farbenwechsel der Oscillarien. Zeitschr. f. Botanik 5 1913 S. 497—585.

In seiner Einführung in die experimentelle Vererbungslehre 1911 sprach Baur die Forderung aus, die Versuche Gaidukows über die komplementäre

chromatische Adaptation und ihre Erbllichkeit einer Revision zu unterziehen. Eine solche liegt in der Arbeit Schindlers vor, der eine vorläufige Mitteilung in dem Ber. d. d. bot. Ges. (XXX 1912 S. 314—320) von W. Magnus und B. Schindler: Über den Einfluß der Nährsalze auf die Färbung der *Oscillarien* vorausgegangen ist.

Die Engelmanssche Theorie der komplementären chromatischen Adaptation fußt auf Beobachtungen, die 1883 in der Bot. Zeitung unter dem Titel: Farbe und Assimilation veröffentlicht sind. Engelmann fand, daß bei grünen Pflanzen, bei gelbbraunen Diatomeen, bei blaugrünen und roten Algen die Maxima der Assimilation mit den Absorptionsbanden der extrahierten Farbstoffe zusammenfallen und folgerte daraus, daß die zur Eigenfarbe komplementären Lichtarten die für die Assimilation günstigsten sind. Daraufhin erklärt Engelmann die Verteilung der grünen, braunen und roten Meeresalgen auf die verschiedenen Tiefen als eine Anpassung an das den Algen jeweils zur Verfügung stehende Licht. Während den oberen Schichten fast das volle Licht zukommt, ist das in die Tiefe dringende nur noch arm an roten Strahlen, daher die Rhodophyceen die Hauptbewohner der größeren Tiefen sind. Stahl übertrug diese Theorie auf die Chlorophyllfärbung überhaupt.

1902—03 übernahm es Gaidukow (Arch. f. Anat. u. Phys. 1902 S. 333—335 und Ber. d. d. bot. Ges. 21. 1903. S. 484—492), den experimentellen Nachweis für die Richtigkeit der Engelmansschen Theorie zu erbringen. Kulturen von *Oscillaria sancta* wurden bzw. rotem, gelbem, grünem und blauem Licht ausgesetzt; nach wenigen Wochen zeigten viele dieser Kulturen eine in komplementärem Sinne abgeänderte Färbung (bzw. grün, blaugrün, rot oder braungelb); andere waren unverändert geblieben, alle waren nach dieser Zeit noch gesund und beweglich. Gaidukow nannte die Erscheinung komplementäre chromatische Adaptation und bezeichnete sie als „eine vitale in bezug auf Assimilation vorteilhafte Veränderung der Färbung, eine physiologische Anpassung“.

Die Versuche wurden längere Zeit fortgesetzt, und in der 2. Mitteilung berichtet Engelmann, daß sich die „durch Wochen und Monate lang dauernde Einwirkung von farbigem Licht erzeugte komplementäre Farbänderung erhielt, auch wenn die Pflanzen nachträglich in weißem Tageslicht weiter kultiviert wurden“. Die Bedeutung dieser Behauptung kennzeichnen die Worte Engelmanns, nach denen diese Versuche „genügen, um zu beweisen, daß künstlich erworbene Eigenschaften und Fähigkeiten sich vererben können“.

Greifen wir die an dieser Stelle vor allem interessierenden Fragen heraus, so handelt es sich bei den Engelmann-Gaidukowschen Versuchen um folgende Probleme:

1. Die Farbe der Algen ist komplementär zu der Farbe des ihnen für die Assimilation zur Verfügung stehenden Lichtes.

2. Die jeweilige Farbe der Algen ist zweckentsprechend, weil sie ein Maximum der Assimilation ermöglicht. Die Pflanze paßt sich — durch Umfärbung — dem ihr gebotenen Licht direkt an.

3. Die so unter dem Einfluß der Außenfaktoren erworbene Eigenschaft ist erblich.

In der Literatur finden sich nun im folgenden eine Reihe anderer Erklärungen für die Gaidukowschen Beobachtungen (Zusammenstellung bei Schindler). Schindler hat im Anschluß an diese Äußerungen die Farbänderungen an drei *Oscillarien*: *Phormidium autumnale*, *Oscillatoria formosa*

und *Oscillaria limosa* einer eingehenden systematischen Prüfung unterzogen und ist zu interessanten Resultaten gekommen.

Zur Methode sei bemerkt, daß die Algen auf Agar oder Gipsplättchen mit variierenden Nährlösungen und in variierender Beleuchtung kultiviert wurden. Verf. arbeitete mit Speziesreinkulturen. Eine absolute, von Bakterien freie Reinkultur zu erzielen, ist Verf. nicht gelungen; doch blieben die Kulturen im Lauf der zwei Beobachtungsjahre morphologisch und physiologisch unverändert, rein von andern Algen und Pilzen¹⁾.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit seien im Anschluß an die drei oben aufgestellten Hauptsätze der Engelman-Gaidukowschen Theorie zusammengefaßt:

ad 1. Die Kulturen in gelbrotem und grünem Licht verhielten sich wie die in natürlichem Licht, mit der Einschränkung, daß in monochromatischem Licht mit Abnahme der Wellenlänge sich die Entwicklung sowohl, wie der Farbwechsel verlangsamt. Bei Kulturen in blauem Licht war die Entwicklungshemmung sehr stark, der Farbwechsel blieb aus. [NB. Diese letzte Beobachtung widerspricht den Angaben Gaidukows.] Der Farbumschlag ist nur quantitativ, nicht qualitativ verschieden. — Dies geht auch aus den Angaben Gaidukows selbst hervor, dessen Farbänderungen nur eine bestimmte Farbskala, eben violett-grün-gelb, betreffen. — Die Erklärung dieser Tatsachen liegt darin, daß mit abnehmender Wellenlänge die Energie des Lichtes abnimmt, wodurch die Assimilation und damit die Entwicklung überhaupt verlangsamt wird.

ad 2. Bei Verwendung von Bogenlicht trat die komplementäre chromatische Adaptation nicht ein. Dagegen beobachtete Verf. eine Gelbfärbung in dem zwecks Farbvergleichs verdunkelten Teil der Kulturen. Die Ursache dieses Verhaltens ist eine Abwanderung der noch nicht umgefärbten, stärker heliotaktischen grünen Fäden nach dem Licht. Diese Tatsache erklärt wohl auch die Gaidukowsche Grünfärbung von gelbbraunen Algen im roten Teil des Spektrums, wo das Maximum der Lichtenergie liegt, die auch von Dangeard bestätigt wurde.

ad 3. Die Farbänderung ist nicht erblich: auf frischen Nährboden übertragen, nehmen die gelben Fäden ihre normale Farbe wieder an. Dieser direkte Widerspruch gegen die Angaben Gaidukows ist wohl nur dadurch zu erklären, daß dieser nicht mit Reinkulturen gearbeitet, daher wohl unbewußt Selektion aus Populationen betrieben hat. Die Beobachtungen des Verf. finden eine Bestätigung in der zwischen den beiden Arbeiten erschienenen Abhandlung von K. Boresch: Die Färbung der Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrats (Jahrb. f. wiss. Bot. 52, 1913. S. 145—185). Auch nach Boresch kann man durch Überimpfen verfärbter Algen auf frisches Substrat jederzeit die Ausgangsfarbe wieder erreichen. Doch ist nach Boresch die Regeneration des Chlorophylls von der Gegenwart von Sauerstoff abhängig.

Wenn nun also die Farbe des einwirkenden Lichtes nicht die Ursache des Farbwechsels war, so mußte eine andere Ursache gesucht werden. Das Resultat dieser Untersuchungen war — wiederum in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Boresch —, daß der Farbwechsel in erster Linie eine Funktion des Nährbodens und speziell seines Stickstoffgehaltes ist, erst in zweiter Linie eine Funktion der Lichtintensität. Der Farbumschlag tritt um so später ein,

¹⁾ Seitler hat Pringsheim (Beitr. Biol. d. Pfl. 12. 1913 S. 49—108) über gelungene Versuche, Cyanophyceen in Reinkultur zu gewinnen, berichtet.

- a) je höher die Konzentration,
- b) je größer die Menge der N-haltigen Nährsalze,
- c) je geringer die Lichtintensität und damit je langsamer die Entwicklung ist,

d. h. die Umfärbung der schwarzgrünen und blaugrünen Fäden nach gelbbraun und gelb ist eine Folge der Erschöpfung des Substrates. Daher wird der ursprüngliche Farbstoff regeneriert beim Überimpfen auf frischen Nährboden oder bei Zusatz neuer Nährlösung, und die Verfärbung wird verlangsamt bei Verdunkelung der Kulturen (vgl. hierzu Punkt 1).

Durch diese Versuche ist in eindeutiger Weise wiederum eines der Argumente für die „Vererbung erworbener Eigenschaften“ widerlegt worden.

Gegen die Theorie der komplementären chromatischen Adaptation als einer zweckmäßigen Anpassung zur Erhöhung der Assimilation wendet sich die letzte theoretische Erörterung des Verf., die schon in der vorläufigen Mitteilung besonders betont ist. Nach Magnus und Schindler liegt die ökologische Bedeutung des Farbwechsels nicht in einer möglichst großen Steigerung, sondern im Gegenteil in einer Herabsetzung der Assimilation. Würde nach Erschöpfung des Nährsubstrats und daraus folgender Sistierung des Wachstums die Assimilation ungeschwächt fort dauern, so würde durch Anhäufung von Kohlehydraten das physiologische Gleichgewicht der Zelle gestört werden.

Der Chemismus des Farbenwechsels beruht auf einer allmählichen Rückbildung des Chlorophylls und völligem Verschwinden des Phykocyans, während das Carotin stets erhalten bleibt.

Elisabeth Schiemann.

Jennings, H. S., and Lashly, K. J. Biparental Inheritance and the Question of Sexuality in *Paramecium*. Journ. of Exper. Zoology 14 S. 393—466.

In dieser gemeinsamen Arbeit untersuchen die Autoren, ob durch den Sexualakt bei *Paramecium* sich nachweisen läßt, daß die beiden konjugierenden Tiere wechselseitig ihre Eigenschaften, seien sie physiologisch oder morphologisch, austauschen und auf die Abkömmlinge eines jeden Tieres vererben. Es ist in der Literatur mitunter angedeutet worden, daß die beiden konjugierenden Tiere vielleicht männlich oder weiblich sein könnten und so die Konjugation darin bestünde, daß ein Tier mit männlicher Tendenz, ein anderes Tier mit weiblicher Tendenz sich aneinanderlegten und nach erfolgter Konjugation Tiere weiblicher oder Tiere männlicher Natur entstünden. Gestützt war dieser Gedankengang scheinbar dadurch, daß kleinere und größere Tiere sich in den beobachteten Kulturen befanden, und daß nach erfolgter Konjugation häufig Tiere auftraten, die sich gar nicht mehr teilten, und andere, die sich sehr oft, oder sehr wenig teilten. Die kleineren Tiere wurden in Analogie mit andern Infusorien als Männchen angesehen, die größeren als Weibchen. Die sich gar nicht mehr teilenden Tiere sollten dann die mehr sterilen Männchen bedeuten, während die sich teilenden Individuen als Weibchen anzusehen waren.

Jennings und Lashly untersuchen nun durch rechnerische und experimentelle Methoden die Richtigkeit oder Unrichtigkeit dieser Annahme. Jennings verfolgt experimentell das Schicksal exkonjugierter Tiere in Einzelkulturen und kann folgende Tatsache mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten. Die Schicksale zweier exkonjugierter Tiere in ihrer Nachkommenschaft verlaufen ähnlich. Der Teilungsrythmus, die Widerstandskraft und die Größenbeziehungen sind in den beiden Abstammungsreihen fast gleich. Durch den Austausch der Mikronuclei ist

eine Beeinflussung entstanden, die sich in der Nachkommenschaft durch ein Ähnlichwerden der Abkömmlinge ausdrückt. Da alle diese Tiere (wild cultures), die zur Konjugation gebracht waren, nicht in bezug auf die Stärke ihrer Lebenskraft und Teilungsrate übereinstimmten, wenn sie vorher beobachtet wurden, wohl aber gleiche Schicksale zeigten, wenn ihre Lebenswege nach der Konjugation verfolgt wurden, so sagt Jennings, daß die Konjugation die Wirkung hat, die Nachkommenschaft beider Exkonjuganten in ihrer Lebenskraft und auch in ihrer Teilungsrate gleich zu machen. Es zeigt sich also, daß die beidereliche Vererbung durch die Konjugation gesichert wird, und die Eigenschaften **beider** Eltern so auf die Nachkommenschaft übertragen werden können.

Wenn man den Versuch abändert, und Abkömmlinge eines einzigen Individuums (pure strain) nimmt, so gleichen sich ja alle Konjuganten schon in der Teilungsrate. Läßt man diese Tiere nun konjugieren, so entstehen zwischen den Konjugantenpaaren, wie Jennings in der vorigen Arbeit gezeigt hat, Differenzen im Teilungsrhythmus, aber je zwei Tiere **eines** Paares haben den **gleichen** Teilungsrhythmus.

Auch durch rechnerische Methoden wollen Jennings und Lashly beweisen, daß keine ausgesprochene Sexualität nach der einen oder andern Richtung hin bei den Konjugantenpaaren besteht, und daß beidereliche Vererbung vorherrscht.

In keiner Weise ist der Reichtum an Gedanken der beiden Jenningschen Arbeiten in einem kurzen Referat auszuschöpfen. Ich habe nur die Hauptergebnisse betont und besprochen. Erdmann (Berlin).

Jennings, H. S. The Effect of Conjugation in *Paramecium*. Journ. of Experimental Zoology 14 Nr. 3 1913. S. 280—379.

In diesem vierten Aufsatz seiner experimentellen Arbeiten, die sich mit Vererbungs-, Variations- und Evolutionsfragen bei Infusorien befassen, erörtert Jennings besonders den Einfluß der Konjugation auf die Höhe der Teilungsrate, die Anzahl der die Konjugation überlebenden Stämme und die Stärke ihrer Variationstendenz, und zwar werden Experimente an wildem *Paramecium caudatum*-Material und im Laboratorium kontrolliertem Material von *Paramecium aurelia* ausgeführt. Aus diesen Versuchen geht hervor, daß ein nachweisbarer Unterschied zwischen Abkömmlingen von Konjuganten und Nichtkonjuganten vorhanden ist. Es zeigt sich zuerst, daß Tiere, welche nicht konjugiert haben, lebenskräftiger sind, daß also die Teilungsrate nach der Konjugation erlischt, wie schon Hertwig und Maupas nachgewiesen haben. Sie hebt sich nach einem bestimmten Zeitintervall wieder auf die normale Zahl. Ein unter gleichbleibenden äußeren Bedingungen sich befindender Stamm kann durch vegetative Vermehrung am leichtesten eine große Nachkommenzahl erhalten. Wenn also die nicht konjugiert habenden Linien im Vorteil waren in bezug auf die Höhe ihrer Teilungsrate, so erscheinen sie nach Jennings Experimenten in bezug auf die Variationsmöglichkeiten benachteiligt. Hier haben konjugierte Stämme entschieden mehr Tendenz zum Variieren als nicht konjugierte. Wenn auch eine große Zahl der Abkömmlinge sterben, wenn manche Tiere nach der Konjugation sich überhaupt nicht mehr teilen, so sind unter den Nachkömmlingen oft solche, die entweder eine schnelle, eine langsame oder eine mittlere Teilungsrate haben. Diese Unterschiede in der Teilungsrate treten so stark auf, daß es möglich ist, aus den Nachkömmlingen verschiedene Stämme zu sondern, die eine von

dem Ausgangstier abweichende Teilungsrate dauernd, unter gleichen Bedingungen, behalten. Zwar treten diese Unterschiede bei Abkömmlingen nicht konjugiert habender Stämme auch auf, aber sie sind so minimal, daß sie leicht der Beobachtung entgehen.

Ein neues Moment kommt bei solchen Experimenten hinzu, bei denen der Ausgangsstamm sich in einer sog. Depressionsperiode befindet, d. h. wenn die Tiere anfangen, sich langsamer zu teilen und Neigung zum Aussterben zeigten. Es ist sehr schwer, und darin kann ich die Aussprüche Jennings bestätigen, solche „Depressionsstämme“ zur Konjugation zu bringen. In den sonst gebrauchten Objektträgerkulturen geht es nicht und man muß größere Gefäße zu Hilfe nehmen, ein Ausweg, der natürlich die Beobachtung erschwert. Es mußte aber ein solcher Depressionsstamm zur Konjugation gebracht werden, weil die seit 20 Jahren wiederkehrende Behauptung, daß durch eine Konjugation eine Verjüngung des Depressionsstammes eintrete, nachgeprüft werden mußte. Calkins und Cull halten diese Ansicht aufrecht und auch Maupas hat, trotzdem er nicht gesagt hat, daß die Teilungsrate sich nach der Konjugation hebt, zum Teil diese Ansicht gestützt. Bei Jennings zeigen die Abkömmlinge eines Depressionspaares folgende Eigenschaften. Eine große Sterblichkeit zeigte sich bei den Split-Pairs und bei den Pairs¹⁾. Unter den Split-Pairs waren zwei Tierpaare, welche ausgezeichnet sich vermehrten und unter Umständen, da sie lebenskräftiger waren als alle Tiere vorher, wieder kräftige und mit hoher Teilungsrate begabte Rassen erzeugt hätten. Durch die Konjugation wird also eine Anzahl von Varianten geschaffen, die zwar an sich richtungslos sind, aber doch zufällig Eigenschaften zeigen können, welche dem Überleben des Stammes vorteilhaft sein können. Selbstverständlich sind diese Eigenschaften schon implizite in dem Ausgangstier enthalten gewesen, sie gehen nie über den Artcharakter hinaus und sind meistens quantitativer Natur. Die Konjugation beeinflußt die Teilungsrate, diese wird unter jeden Umständen erniedrigt, die Sterblichkeit der Kultur wird erhöht, die Variabilität mehrt sich und erbliche von dem Ausgangsstamm differente Stämme werden erzeugt, die Neigung, Abnormitäten zu bilden, wird unter Konjuganten größer als bei Nichtkonjuganten. Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß die sog. Verjüngungstheorie durch sie schlecht gestützt wird. Niemand wird leugnen, daß bei der Konjugation eine Erneuerung verschiedener Organzellen des Protozoenkörpers sich findet, aber auch die lokomotorischen Organe und andere Teile des Protozoenkörpers werden auch bei der „structural rejuvenescence“ erneuert. Nie dagegen wird in vegetativen Leben der Mikronucleus erneuert. Durch die Vereinigung der beiden Mikronuclei ist eine Aufmischung ihrer Bestandteile bedingt und, mit Jennings zu sprechen, werden neue Genenkombinationen erzeugt. Diese sind dafür verantwortlich zu machen, daß unter den Nachkömmlingen von Konjuganten stärkere Variation auftritt und so dem Stamm die Möglichkeit geben kann, unter veränderten Außenbedingungen zu existieren.

Leben kann ohne Konjugation nach Jennings aufrechterhalten werden, aber dieses Leben ist so eintönig und ohne Wechsel, daß jede Veränderung der gegebenen Umstände eine starke Reduzierung der Lebewesen herbeiführen würde. Tritt aber Konjugation hinzu, so kann dieses Leben sich auch

¹⁾ Unter Split-Pairs versteht Jennings solche Tiere, die das Aneinanderliegen, den ersten Schritt zur Konjugation, schon ausführten, dann aber auseinandergerissen worden sind. Pairs sind Tiere, die die Konjugation ausführten. Pairs und Split-Pairs stammen aus demselben Stamm.

unter veränderten Außenbedingungen behaupten, da Variationsmöglichkeiten gegeben sind und dann eine Selektion stattfinden kann. So führen alle Ergebnisse der letzten Jahre zu einem einheitlichen Resultat. Protozoen lassen sich in das Unbegrenzte unter gleichbleibenden Umständen aufziehen, wenn für die Rasse das Optimum der Aufzuchtbedingung gefunden ist. Sie können zur Konjugation gebracht werden durch schroffen Wechsel der Außenbedingungen (Zweibaum, Enriques), die Konjugation kann neue Abarten schaffen (Jennings), die veränderten äußeren Umständen angepaßt werden können. Erdmann (Berlin).

Henseler, H. Über die Bedeutung der Mendelschen Vererbungsregeln für die praktische Tierzucht und die entsprechenden Versuche im Haustiergarten zu Halle. 23. Flugschrift der D. Gesellschaft für Züchtungskunde. Berlin, Verlag der D. G. f. Z. 1913; 8°. 72 S., 7 Tafeln.

Verfasser gibt zunächst (p. 1—34) eine allgemeine Darstellung der modernen Erbllichkeitsforschung in der üblichen Weise, um dann im zweiten, hier vor allem interessierenden Teile (p. 34—71) über die bisherigen Ergebnisse der Vererbungsversuche mit Haustieren zu berichten, die im landwirtschaftlichen Institute der Universität Halle zurzeit im Gange sind. Sie erstrecken sich auf Rinder, Schafe, Schweine und Ziegen. Die Versuche mit Rindern und Ziegen zeigen nichts wesentlich Neues, besonderes Interesse dürfte nur der unter der laufenden Nr. 15 (p. 54) geschilderte Fall beanspruchen, der beim Rinde das Vorkommen unvollständiger Dominanz von Schwarz über Rot in frühester Jugend zeigt.

Die Versuche mit Schweinen, die in größerem Maßstabe angelegt sind, haben bisher zu einer durchgreifenden Klärung nicht geführt, was wohl in erster Linie darauf zurückgeführt werden darf, daß man es dabei sicherlich mit einer größeren Anzahl von Faktoren zu tun hat. Immerhin bemüht sich der Verfasser, ebenso wie bei der Schilderung der Versuche mit Schafen, um eine klare Sichtung des in Tabellenform dargestellten und durch gute Bilder illustrierten wertvollen Materials, im Gegensatz zu S. v. Nathusius, der vor kurzem einen Teil des hier gegebenen Materials veröffentlichte („Hochinteressante Vererbung bei Schweinen“. Illustr. Landwirtsch. Ztg. 32. Bd. 1912, p. 618), und dabei als Ergebnis ausspricht, „daß es ihm im großen ganzen doch das Gewöhnliche zu sein scheint, daß das Junge eine Zwischenform zwischen beiden Eltern darstellt“.

Als Ergebnis der Kreuzung von verschiedenen Schafrassen wird der Versuch einer Erklärung durch Annahme von vier Merkmalspaaren gemacht, der jedoch in dieser Form auf entschiedene Ablehnung stoßen dürfte. Vor allem wegen der völlig beispiellosen Annahme, wonach ein Zeichnungsfaktor (M) epistatisch über einen Farbfaktor (G) und dieser wieder epistatisch über einen anderen Zeichnungsfaktor (Sch) sein soll. Auch scheint es Referenten bedenklich, die Schwarzkopfzeichnung beim Somalischaf einerseits und beim Rhönschaf andererseits, die allerdings äußerlich eine ziemlich weitgehende Ähnlichkeit zeigen, ohne weiteres als auf den gleichen Erbeinheiten beruhend anzunehmen. Das ganz verschiedene Verhalten beider Rassen beim Kreuzen, z. B. mit einfarbig weißen Rassen, ebenso wie das merkwürdige Ergebnis bei der Paarung von Tieren beider Rassen miteinander, ließe sich durch die Annahme, daß wir es hier mit zwei (bei Tieren, die für diesen Faktor homozygotisch sind!) äußerlich ähnlichen, aber sonst grundverschiedenen Erbeinheiten zu tun haben, wesentlich einfacher erklären, als durch die Annahme eines „Mosaikfaktors“.

Die Arbeit behandelt fast ausschließlich Farbfaktoren. Deren Studium kann — das werden auch die hier geschilderten Versuche zeigen, wenn sie völlig durchgeführt sind — interessante wissenschaftliche Ergebnisse zeitigen. Man sollte sich aber klar darüber sein, daß „über die Bedeutung der Mendelschen Vererbungsregeln für die praktische Tierzucht“ doch nur ein Studium derjenigen Faktoren etwas aussagen kann, die für die Züchtungspraxis mehr in Frage kommen. Solche Eigenschaften, wie z. B. die Vererbung der Haarform bei Schaf und Ziege, werden jedoch leider nur ganz nebensächlich behandelt.

Walther-Gießen.

1. **Schmehl, Rudo: Inzuchtstudien in einer deutschen Rambouillet-Stamm-schäferei.** Arbeiten der D. Gesellschaft für Züchtungskunde, Heft 15. Hannover, Schaper, 1912. 8°. 95 S., 19 Tafeln.
2. **Schmidt, Bruno: Vererbungsstudien im Königlichen Hauptgestüt Trakehnen.** Arbeiten der D. Gesellschaft für Züchtungskunde. Heft 16. Hannover, Schaper, 1913. 8°. 379 S., 22 Tafeln.

Die beiden hier vorliegenden Bücher sind die jüngsten Arbeiten einer in der deutschen Tierzüchtliteratur weitgehender Beachtung sich erfreuenden Schule, deren Vertreter sich selbst als „Inzuchttheoretiker“ bezeichnen. Die Untersuchungen dieser Schule, die sich mit einem planmäßigen Durcharbeiten von Ahnentafeln („systematische Stammbaumforschung“) bei unseren verschiedenen Haustieren beschäftigt, haben bisher als Hauptergebnisse gezeitigt: 1. die Erkenntnis, daß es nur wenigen Züchttieren beschieden ist, sich auf die Dauer an dem Aufbau einer Zucht zu beteiligen, daß vielmehr das „Blut“ der meisten zur Zucht verwandten Tiere, durch andere verdrängt, bald ausstirbt; 2. die Behauptung, wonach der Konsolidation (= „eine durch Inzuchtvorgänge erzielte Befestigung in Blut und Form“ [1., p. 23]) eines Tieres eine besondere Bedeutung für seine erblichen Eigenschaften zukäme.

Während wir es in dem ersten Satz mit einer sichergestellten Tatsache zu tun haben, die auch durch die vorliegenden Arbeiten wieder bestätigt wird, ist der zweite eine völlig unbewiesene Behauptung. Es läge kein Grund vor, hier, in einer der exakten Erblichkeitsforschung gewidmeten Zeitschrift auf Arbeiten dieser Richtung einzugehen — trotzdem sie für sich in Anspruch nimmt, nach einem System zu arbeiten, das „unendlich viel auf dem verschleierte Gebiete der Vererbung aufgedeckt hat“ (2., p. 289) —, wenn nicht durch die Stellungnahme dieser Richtung gegenüber dem „Mendelismus“ die Gefahr einer völligen Verwirrung bei der Anwendung exakter Erblichkeitsforschung für Zwecke der Tierzucht bestünde.

Speziell bezieht sich das auf das Kapitel „Die Vererbung der Farbe“ (2., p. 289—328), in dem Verfasser den Versuch macht, nachzuweisen, daß innerhalb der „Mendelschen Regel“ die Wahrscheinlichkeit des Auftretens des einen oder des anderen möglichen Falles bedingt ist durch das Vorhandensein oder Fehlen und durch die Intensität der Inzucht. Eine Behauptung, die „bewiesen“ wird durch eine Sammlung von „Fällen abnormer Farbenvererbung“, die völlig zwecklos ist, weil ihr, wie allen diesen Arbeiten über die Bedeutung der Inzucht — darin liegt deren prinzipieller Fehler —, auch jede Spur eines Gegenbeweises fehlt: Da, wie oben erwähnt, stets nur wenige von allen in einer Zucht gebrauchten Vatern sich mit ihren Nachkommen in dieser Zucht zu halten imstande sind, so zeigen eben die allermeisten Tiere in ihrer Ahnentafel die Erscheinung der Inzucht in geringerem oder höherem Grade. Die Inzucht

steht also da, wo man auf sie etwas zurückführen will, in den meisten Fällen zur Verfügung; Fälle aber, in denen man durch das Fehlen der Inzucht nun auch den Gegenbeweis für diese Behauptung führen müßte, sind in der ganzen schon ins Riesenhafte anschwellenden Literatur bisher so gut wie nicht untersucht.

Zum Schlusse muß darauf hingewiesen werden, daß der in diesen Arbeiten in die Erörterung hineingezogene „Mendelismus“ das geistige Eigentum der Vertreter der „systematischen Stammbaumsforschung“ ist. Man kann nur bedauern, den Namen Mendels in Phrasen zu lesen wie etwa den folgenden: „die Spaltung der Chromosome im Sinne Mendels“ (2., p. 291), „im Sinne Mendels eine Häufung von Stockwell-Chromosomen“ (2., p. 294).

Walther-Gießen.

Wilson, James. The Principles of Stock-Breeding. London, Vinton and Company Ltd., 1912. 8°. 146 S.

Dieses Buch hält insofern nicht ganz das, was sein Titel verspricht, als es von den verschiedenen Abschnitten der Züchtungslehre nur einen, allerdings den wichtigsten, den über Vererbung behandelt.

Nach einer geschichtlichen Darlegung in den beiden ersten Kapiteln, in der Verfasser als Vorbereitung für seine späteren Ausführungen in großen Zügen das Kommen und Gehen der verschiedenen Haupttheorien über Vererbung in der Tierzucht schildert, entwickelt er im dritten Kapitel die Mendelsche Lehre in der üblichen Weise.

Der Hauptwert des Buches liegt in den dann folgenden Kapiteln IV bis VIII, in denen Verfasser in durchaus selbständiger Weise und — was dieses Buch vor ähnlichen Werken der Tierzüchtungsliteratur auszeichnet und ihm einen besonderen Wert bei der Propagierung der Ergebnisse exakter Erblichkeitsforschung in Kreisen praktischer Züchter verleiht — ganz unter Verwendung von Beispielen an Tierarten, die der praktischen Züchtung unterliegen, die Anwendungsmöglichkeiten dieser Ergebnisse darzulegen und sie zur Klärung strittiger Fragen zu verwenden sucht. Verfasser benutzt dabei zum Teil die wenig bekannten Resultate eigener Untersuchungen an Rindern. Es sei besonders auf die Untersuchungen über die Vererbung der Qualität und Quantität der Milch (Kapitel VII) hingewiesen, die für Quantität sich auf Angaben des Herdbuchs für rotes dänisches Vieh und auf eine Shorthornherde, für Qualität auf Kreuzungen von roten Dänen mit Jersey beziehen. Sie führten zur Annahme völlig selbständiger Vererbung von Qualität einerseits und Quantität andererseits nach allereinfachsten Formeln, deren Berechtigung allerdings noch nicht zweifelsfrei erwiesen ist.

Walther-Gießen.

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin

W 35 Schöneberger Ufer 12a

Neuere Erscheinungen:

Pflanzenmikrochemie.

Ein Hilfsbuch beim mikrochemischen Studium pflanzlicher Objekte von Dr. **O. Tunmann**, Privatdozenten an der Universität Bern. Mit 137 Textabbildungen. Geh. 18 M., 50 Pf., geb. 20 M.

Vorlesungen über landwirtschaftliche Bakteriologie

von Prof. Dr. **F. Lohnis**. Mit 10 größtenteils farbigen Tafeln und 60 Textabbildungen. Geh. 16 M., geb. 17 M., 50 Pf.

Die Methoden der exakten, quantitativen Bestimmung der Alkaloide

von Prof. Dr. Anton Ritter von Korczynski. Geh. 3 M., 50 Pf.

Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes

von Prof. Dr. **C. Correns**, München, und Prof. Dr. **R. Goldschmidt**, München. Erweiterte Fassung zweier Vorträge. Mit 55 zum Teil farbigen Textabbildungen. Geh. 4 M., 50 Pf., geb. 5 M., 75 Pf.

Die Bestimmung und Vererbung

des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von Prof. Dr. **C. Correns**. Mit 9 Textabbildungen. Geh. 1 M., 50 Pf.

Die neuen Vererbungsgesetze

von Prof. Dr. **C. Correns**. Mit 12 zum Teil farbigen Abbildungen. Zugleich zweite, ganz umgearbeitete Auflage der „Vererbungsgesetze“. Geh. 2 M.

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

von Prof. Dr. phil. et med. **Erwin Baur**. Mit 80 Textfiguren und 9 farbigen Tafeln. Geb. 10 M.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

Inhaltsverzeichnis von Heft 1 u. 2 Bd. 11.

Abhandlungen

	Seite
Auerbach, Felix. Die Variationskurve in der Biologie	18—38
Likian, Sven. Artbildung bei der Copepodengattung <i>Linnocalanus</i> durch akkumulative Fernwirkung einer Milieuveränderung . .	39—104
Haecker, V. Vererbungsgeschichtliche Einzelfragen III. Über den Gang der Vererbung erworbener Eigenschaften	1—9
Wentworth, E. N. Color inheritance in the Horse	10—17

Kleinere Mitteilungen

Lehmann, Ernst. Lotsys Auslassungen über die Entwicklung des Deszendenzgedankens seit Darwin und den jetzigen Stand- punkt der Frage	105—117
van der Wolk, P. C. Further researches in the statistics of <i>Coffea</i> . (Second communication)	118—127

Referate

Collins, G. N. Genetic coupling as a cause of correlations. (Hagem) .	135
Drinkwater, H. Account of a family showing Minor Brachydactyly. (Roemer)	128
East, E. M. and Hayes, H. K. Heterozygosis in Evolution and in Plant Breeding. (Hagem)	133
Henseler, H. Über die Bedeutung der Mendelschen Vererbungsregeln für die praktische Tierzucht und die entsprechenden Versuche im Haustiergarten zu Halle. (Walther)	142
Heribert-Nilsson, N. Ättlighetsforsk med blontärgen hos <i>Anagallis</i> <i>a. aensis</i> . (Hagem)	135
Jennings, H. S. The Effect of Copulation in <i>Paromyscus</i> . (Erdmann)	140
Jennings, H. S. and Lasky, K. J. Biparental Inheritance and the Question of Sexuality in <i>Paromyscus</i> . (Erdmann)	139
Loeb, Jacques. The mechanistic conception of life. (Brüel)	129
Neilson, J. Species hybrids of <i>Drosophila</i> . (Hagem)	135
Plate, L. Vererbungslehre. (Lehmann)	130
Rosen, F. Die Entstehung elementarer Arten aus Hybridisation ohne Mendelsche Spaltung. (Hagem)	133
Schindler, B. Über den Fäulenwechsel der Oscillarien. (Schiemann) .	136
Schmehl, Rudo. Inzuchtstudien in einer deutschen Rambouillet-Stamm- schätere. (Walther)	143
Schmidt, Bruno. Vererbungsstudien im Königlich Hauptgestüt Tra- keln. (Walther)	143
Trow, A. H. Forms of reduplication primary and secondary. (Hagem)	134
Walter, H. E. Genetics an introduction to the study of heredity. (East)	128
Whitney, David D. Revivification produced by cross fertilization in <i>Hydrina senta</i> . (Erdmann)	136
Wilson, James. The Principles of Stock-Breeding. (Walther)	144

BAND 11 HEFT 3

Januar 1914

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (MÜNSTER), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

BERLIN

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a

1914

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin

W 35 Schöneberger Ufer 12a

Pflanzenmikrochemie.

Ein Hilfsbuch beim mikrochemischen Studium pflanzlicher Objekte von Dr. **O. Tunmann**, Privatdozenten an der Universität Bern. Mit 137 Textabbildungen. Geh. 18 M. 50 Pf., geb. 20 M.

Biologie und Kapillaranalyse der Enzyme

von Prof. Dr. **J. Grüß**. Mit 2 farbigen Doppeltafeln und 58 Textabbildungen. Geheftet 16 M.

Die Methoden der exakten, quantitativen Bestimmung der Alkaloide

von Prof. Dr. **Anton Ritter von Korezynski**. Gelb. 3 M. 50 Pf.

Pflanzenwachstum und Kalkmangel im Boden.

Untersuchungen über den Einfluß der Entkalkung des Bodens durch Hüttenrauch und über die gütige Wirkung von Metallverbindungen auf das Pflanzenwachstum von Dr. **A. Wieler**, Professor an der Technischen Hochschule zu Aachen. Mit 43 Textabb. Geh. 15 M. 20 Pf.

Vorlesungen über landwirtschaftliche Bakteriologie

von Prof. Dr. **F. Löhnis**. Mit 19 größtenteils farbigen Tafeln und 60 Textabbildungen. Gelb. 16 M., geb. 17 M. 50 Pf.

Die wirtswechselnden Rostpilze.

Versuch einer Gesamtdarstellung ihrer biologischen Verhältnisse von Professor Dr. **H. Klebahn**. Mit 8 Tafeln. Geb. 23 M.

Anleitung zum praktischen Studium niederer Tiere

(Protozoa, Coelenterata, Vermes, Echinodermata) von Dr. **W. Schleip**, Privatdozenten an der Universität Freiburg i. Br. Mit 56 Textabbildungen. Gebunden 3 M. 50 Pf.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Studies on variation and selection.

By **Arend. L. Hagedoorn**, Ph. Dr. and **Mrs. A. C. Hagedoorn**, Med. Arts.

(Eingegangen: 11. September 1913.)

Contents.

	page
I. Unit-characters and dominance	145
II. Continuous and discontinuous variation	151
III. Selection in genotypically homogeneous groups of organisms	155
IV. Statistical methods in the study of variation	171
V. Series of genetic factors which influence the development in the same direction	173
VI. Rules and Laws in Genetics	181

I. Unit-characters and dominance.

The qualities, characters, of any object, any organism, are all that at any time can be known about this object or organism. Is it possible to conceive of any part of this whole, of different characters separately? Can we count an organism's characters, is it thinkable that an organism has a definite *number* of characters? And what would be the definition of "character"?

To begin with this last question, it is clear, that, if one word only should be undefinable, it would be "character". For definition is naming a thing's qualities, and it is impossible to do this for the term "character", for that general thing, which all characters must have in common, for that, which justifies the common name "character".

It is obvious, that at every single stage of its development, a developing plant or animal has its characters. It can hardly be said that it "develops its characters". It develops its tissues and organs, changing its qualities continually. This development of tissues and organs we know to be caused and directed by a great number of developmental factors, genetic ones (genes), and non-genetic ones.

For purposes of description and classification, it is always necessary to compare a given organism to others, first with an eye to one organ or proportion between organs, next in another point.

Such relations of any part. of the thing to be described, to that of another, may for practical purposes be called single characters. Thus, one plant is hairy, hairier, that is, than a plant which otherwise looks very much like it. This "hairiness" we call a character. A bull is hornless, and we call him so, because the general run of bulls have horns; it would never occur to anyone to call a *dog* hornless. This "hornlessness" we call a character.

The horn itself is an organ, not a character, and such a question as: "Are horn in sheep a sex-limited character" is absurd. It may be said that special organs are present or absent, such as hairs or horns, and again, that developmental factors are present or absent from the germ, but it is inadmissible to speak of the presence or absence of characters.

As soon as anyone should want to count an organisms characters, he would meet this difficulty, that it is possible to ascribe to it as many "negative" characters as one wants to. Thus, it may be said of a dog, that it is hornless and thornless, that it is not pink, not branched. It is manifestly impossible to rule out of court all negative characters, we saw that in the example of the hornless bull. And the line, which divides off the absurdities from "legitimate characters" does not exist. It may seem unnecessary to say of a dog that it has no quadruple stomach, still, this quality is one of those, which distinguish Carnivorae from Herbivorae. In looking over detailed descriptions of plants or animals, in using determination-tables, it looks, as if the organisms different qualities are so many separate, separable things, but it may well be, that this definiteness is only apparent. Different pre-biomechanic theories of heredity and development would have us believe, that several "determinants" each called into being a special kind of cell or tissue, or even a special character of the organism. We now know several developmental factors, genetic as well as non-genetic ones, well enough, to be sure, that they influence the organisms in many of their organs, and thus in all kinds of "characters". Still, there are exceptional cases. There are some genes which may influence the development of a plant or animal in such a way, that two individuals, to the development of one of which they coöperated, differ markedly in only one point. Such, for instance, are those genes, under whose influence the organism comes at a young stage, and whose coöperation is necessary for some parts, to enable them to develop so far, that they come under the influence of other factors.

Thus, for instance, is the difference between two plants, one of which lacks a factor necessary for anthocyan-formation, much more striking, than that between two, which both have this colouring substance, but of which one lacks a gene which in the other changes the colour a little. There are instances such as these, which have given rise to the terms "dominant" and "recessive characters" and to "unit-characters".

A pair of unit-characters may thus be contrasted, one proper to the organism in whose zygote a gene was present, the other to that from whose zygote it was absent. The term "unit-difference" has also been offered, and this has a manifest advantage, for the word "unit-characters" leads one to think of "a unit-character" and to write e. g. "hoodedness in rats is a unit-character" which means nothing whatever.

It has become more and more evident, that, though such "unit-character-genes" have been the ones most studied, because they are easiest studied, they are by no means the rule. We know genetic factors which influence several apparently unrelated organs, which, for instance, are at the same time indispensable for the development of hair on the stem and of pigment in the flower. Also, there have been found many instances of genes which do not at all influence the development of the organism in which they find themselves, or which, by their presence or absence cause a difference, which is much smaller, than that caused by many non-genetic developmental factors. Thus, we must clearly give up all hope to analyze "an organisms characters into the units".

These units, to conclude, are incidental things, and not at all fundamental. It is therefore, that we propose *to discontinue the use of the term unit-character.*

One of the things which struck MENDEL, was that, on crossing two forms, of which one showed a certain character, and the other a different one, it happened that the hybrids in this respect were identical with one parent. This character he called the dominant one of the pair, and that, which disappeared in the hybrid, to reappear in some of the offspring in the second generation he called the recessive character. In fact, all the pairs of characters in the pea, studied by him, behaved in this way. Later, the hypothesis has been made, that in such cases, the organism showed the dominant or the recessive character, because in the first case, a genetic factor coöperated to the development, which same factor was absent from

the germ from which the organism with the recessive character grew up. The fact, that this hypothesis was offered independently by different authors, sufficiently shows how the facts called for it.

By an analytical study of the germinal differences, which may be seen in the most diverse groups of organisms, it was further found, that only in those cases are we sure to find a "dominance" of one character over another, in which two organisms crossed, differ in the presence and absence of one single gene, and only, if this gene happens, in the given instance, to influence the development in a visible way. For it was soon observed, that, whereas there are sets of two and more genetic factors, which do not interfere with each others action, there are others which do. To give an example. The gene, which by its presence or absence makes the difference between a black and a chocolate mouse, is wholly independent, in its distribution, as well as in its action, from that, which distinguishes normal mice from waltzers. Thus, if we cross a black normal mouse to a chocolate waltzer, we get black, normal young. Black is "dominant" over chocolate and normal is "dominant" over waltzing.

But if we mate a yellow-agouti mouse to a black one, we see that black is not dominant to yellow-agouti, nor is it recessive to yellow-agouti, for the young have a new colour, agouti. The yellow-agouti had one gene which the black lacked, and reversely, and these two genes, as genetic developmental factors, together with all the others which yellow-agouti and black mice have both, make the hybrids agouti.

There is no question of dominance, which means, that dominance is nothing fundamental, only a phenomenon shown in some cathegories of crosses by certain characters over others. Now we might still say, that "presence of black pigment is dominant over its absence" and that "the agouti-distribution of colour over each hair" is dominant over solid colour of the hair, but when we come to those cases in which either one of two genes, which together have a marked influence, or even both, have no influence when alone, we can not do even this. We might even then speak of "latent characters" and some authors still use this horrible *contradictio in terminis*, but we think it better to reserve the term character for the actual qualities of the organisms, and not to include in this term qualities which they *might* have had if the germ, or circumstances, had been different.

Now we know that heredity is the transmission of a certain cathegory of stuffs which we will call genes, and which in certain

cases become genetic developmental factors, because they, by their coöperation to the development, influence this in a marked way, thus helping to determine an organisms qualities. We can study these genetic factors in their influence on the qualities and we must remember, that by limiting ourselves to a study of the inheritance of "characters" for their own sake, we do not go down to the principal things. In some special cases, where we are dealing with only a few genetic factors, which all happen to be mutually independent in transmission as well as in influence, the inheritance of the several "dominant characters" is fairly parallel with that of the corresponding genes. But as soon as we get complications, this simple relation does not exist, and a study of the "partial dominance" or "blending inheritance" of certain characters loses all fundamental interest. In complicated cases, it does not really interest us how certain "characters" behave in crosses, but only how many, and what genetic factors produce the differences we observe, what influence they have, each considered alone, and how they modify each others influence on the development. In other words, what really interests us, Geneticians, is the study of one definite cathegory of developmental factors. Genetics has its exclusive scientific significance as a well-defined subdivision of Bio-mechanics (Entwicklungsmechanik) and anybody, who cares for the scientific side of Genetics, will do well to restrict, as far as possible, the insignificant morphological side of it. Genetics must not be the study of the behaviour of certain qualities of organisms in crosses, but only the study of the nature of those developmental factors which are transmitted through the germ, leaving experimental Botany and Zoology the study of the developmental factors not so transmitted. And we are only in so far interested in crosses, and in the behaviour of the qualities of the organisms in crosses, as they help us in our study of everything concerning the genes, the genetic factors, and not in the least for the sake of these qualities themselves, or the relations of these qualities.

The tendency to classify the results of crosses with an eye to the relation in which certain qualities envisaged ultimately find themselves is hopelessly turning our attention away from the fundamental problems with which Genetics as a science is concerned.

We hear, that if we cross a certain kind of white fowl to a certain sort of black one, the black colour of this last one is completely dominant over the white colour of the first parent. In an other case

we are told that, if we cross a certain white fowl to another black, the two colours blend, the offspring becoming blue. In still other cases we find, that if we cross a white fowl to a black one, the "characters" white colour and black colour form a "mosaic". Now it seems, that a certain class of geneticists is content with such a terminology and with it considers the ultimate goal reached. But there are others, among which we rank ourselves, who are not in the least satisfied by such facts, for whom the real problem does not formulate itself until now. We want to know *why* in these three cases the result is such a different one, what genetic factors in each case distinguish by their presence or absence the white from the black parent, how many of them we are concerned with, and whether some of the genetic factors concerned, are identical in different blacks or different whites.

In respect to the actual colours of the fowls observed, it absolutely suffices us to state the facts as they are, to say, that in one case a white parent and a black one give blue offspring and so on, and we recognize, that such general names as "partial dominance" or "blending inheritance" are unnecessary, and tend to hide all deeper lying problems. Such general names are moreover positively dangerous, for they not only offer a facile way to hide our ignorance of the things which cause the peculiar phenomena observed, but they also assume too much, namely, that the cases which fall together under such a fancy general name, are fundamentally analogous, and this we can never know, without an analytical study of the individual cases.

Genetics as a science may be likened to Chemistry. In scientific Chemistry we study the elements with all their properties, the effect their presence makes in different combinations of others, and so on, and we can only do so, by observing the properties of compositions, in which they find themselves. But just as there is no direct relation between genes, and the qualities of the organism to the development of which they contribute, so that an organism may contain a gene without ever showing it, so is there no direct relation between a chemical element and the qualities of the compositions into which it enters. It is for this reason principally, that nowadays in Chemistry we do not study the characters of different compounds, their colours and smells for their own sake, but as a means to study more fundamental things. It is just as wrong, to call a gene after some quality of an organism, which it helps to develop, as it would be to call a chemical element after a quality of some compound which it helps

to build up. Thus, it is just as naïve to call a certain genetic factor B, because it is present in a black animal and not in a chocolate-coloured one, as it would be, to call copper by the same letter, because of the fact, that copper-sulphate is blue and sulphur alone is not.

II. Continuous and discontinuous variation.

DARWIN made no clear distinction between continuous and discontinuous variation. He observed that all organisms varied, that every character studied varied, and that the variations constituted mostly a continuous series. To that which later has come to be called discontinuous variation, he did not give much of his attention.

If we study any quality of living organisms, we see at once, that this quality is not identically the same in all; there is always a commonest grade of it, and the more the plants or animals have this character in a grade different from the commonest, the rarer they are. Practically every character varies, and its variation follows the laws of chance, and can be rendered graphically in a more or less normal Quetelet's curve.

Even to this day there survives a whole class of scientists, the Biometricians, who concern themselves with the study of this kind of variation, or rather with the recording of it, for it is a curious fact, that it is commonly taken for granted by them, that the causes underlying variation defy analysis.

With BATESON originates the distinction between continuous and discontinuous variation. In his work "Materials" he pointed out a class of cases in which another type of variation was seen, not giving an unbroken series of grades, graduating one into the other. In some cases variation is distinctly discontinuous, such as where in a population of cattle some have horns and some are hornless, or where some chickens have tails and others none, or where in a sowing of teazels some are normal and some are twisted.

DE VRIES, in his "Mutationstheorie" has further elaborated this distinction between continuous and discontinuous variation, and it is chiefly DE VRIES who is responsible for the fact, that nowadays continuous variation has somehow become practically synonymous with non-inheritable variation, and discontinuous variation with inheritable.

DE VRIES emphasized the fact, that the differences causing discontinuous variation are more important than those resulting in continuous variation. In the first days of Mendelism, the genetic

factors studied were all such, as rather intensely influenced the development of the organisms which carried them, and therefore a group of plants or animals, of which some have such a gene in their germ and others not, shows a discontinuous variation. It is however easily seen, that the difference is one of degree only. For even in such a case, where two contrasted types result, one if a certain genetic factor coöperates to the development, the other if it does not, both types vary, and it is only because the limits commonly reached by the variation of each type do not overlap, that the variation may be called discontinuous. To give an example.

In mice, we know a gene which is present in black ones but absent from a certain kind of yellow, tortoise. If we have a group of mice, of which some have this gene and others lack it, but which for the rest all have such a genetic constitution, that if they all had this gene they would be black, this group will present a discontinuous variation, some animals being tortoise, others being black.

But in another group of mice, we may be dealing with an identical situation, excepting that here the gene absent from some animals is another one, that one namely, which commonly distinguishes deeply coloured animals from fadely coloured ones. In such a population the darkest animals without this factor may be blacker, darker, than the lightest with it, and in such a case we may therefore be dealing with a continuous variation.

If therefore a group of organisms shows continuous variation, this not necessarily means that these organisms have all the same genotype.

NILSSON-EHLE has published the results of a series of experiments with wheats, showing the existance of several genes, which all by their coöperation to the development of a plant tend to darken the colour of the grain produced. When the seed is sown, produced by a plant, impure for a few of these genes, the resulting population varies in graincolour, and this variation is a typically continuous one, which can be graphically expressed by a typically normal variation-curve. We will show other similar cases in this paper.

It is gradually beginning to be understood, that, apart from the genetic factors which influence the development in a very striking way, genes, whose study has given rise to the "unit-character-idea", there are many others, or rather, there are probably far more genes, which only have comparatively little influence on the development of the germ in which they find themselves, and sometimes none at

all, or only if they happen to be together with certain combinations of other factors.

A very important proportion of genes have less influence on the development of some organisms, than other, non-genetic factors under the influence of which the same organisms develop. This being so, continuous variation is not necessarily a function of non-genetic factors (the environment in the widest sense) exclusively. In other words, continuous variation may be wholly non-inheritable, but it may also be partially or wholly inheritable, and inheritable variation may be continuous as well as discontinuous.

Now we come to the second part of the question. Is discontinuous variation always caused by presence and absence of genetic factors? Numerous instances of discontinuous variation have been studied, which can be readily explained by presence and absence of fewer or more genetic factors. But on the other hand, just as genetic factors may have more or less influence on different organisms, thus helping one time to produce a continuous, another time a discontinuous variation, so may the influence of non-genetic factors be more or less important. Most influences of an external origin, most non-genetic factors, do themselves vary in intensity. And in so far as they vary themselves, varies the influence they exert over the development of the plant or animal. Thus, the height of certain plants may vary in direct proportion to the amount of moisture they receive. But not all external influences are of such a nature. Some non-genetic factors vary continuously, it is true, but in their action upon an organism there may be critical points, at which this changes abruptly. Take for instance temperature in its influence on plant-growth. Its influence may, within certain limits, be proportional to its intensity, but there is, in its action upon certain plants, at least one critical point, at which this influence changes abruptly. This is the freezing-point of the plant's sap.

The discontinuous variation brought about by non-genetic developmental factors, will very often be due to a physiological reaction of the organism, which changes at a critical point, translating itself in a marked morphological difference. The mechanism of this may or may not be well understood, the facts are clear enough.

Certain mammals, when moulting in a high temperature, produce pigmented fur, but when moulting when the temperature is low, their new hair is colourless. The mechanism of this change is fairly well understood. For animals, moulting when the temperature is changing,

become intermediately coloured, those parts of the body, on which the moult proceeded when the weather was still warm, being coloured, and those parts, on which the new hair began to grow when it was colder becoming white. These animals are only therefore either white or coloured, because their moult sets in at two widely different periods of the year, with a marked difference of temperature.

Some plants, such as the lilac and *Dahlia arborea* bear their leaves either in pairs, one opposite the other, or in whorls of three, and the better-nourished buds only develop into shoots with whorls of three leaves. Here no intermediate stages occur. The difference between such a case, and the production of fasciations, which is favoured by similar conditions, lies probably in some relatively simple, but not as yet understood physiological-morphological mechanism.

Another good example of discontinuous variation induced by non-genetic factors, is the case of *Polygonum amphibium*. In this plant, shoots growing from the water differ markedly from such as grow from the land, and this difference exists even between shoots coming from the same rhizome.

The most beautiful example of discontinuous variation caused by non-genetic factors, is one given by DE VRIES. He grew a strain of teasels (*Dipsacus*), which had the peculiarity of producing normal as well as peculiarly twisted individuals. No intermediates occurred. The better nourished a young plant of this strain, the more chance it has to grow up twisted, and by growing the young rosettes of this strain under very favourable circumstances, it is possible to get a very large proportion of twisted individuals.

The ordinary teasel presents nothing of the kind. No matter how well nourished the plants are, they never grow up twisted.

This case beautifully illustrates the meaning of "genotype" and "phenotype". There are two phenotypes among teasels, the normal and the twisted. And there are also two genotypes, the normal and the other. One group of teasels, being of one genotype, always consists of some plants of one phenotype and some of an other, and reversely, if we find a group of normal teasels, about the origin of which we are not informed, they may, for as far as we know, belong all to one genotype or all to the other, or some to one and some to the other.

All those cases, in which genotypically homogeneous groups of organisms fall into more than one phenotype are instances of discontinuous non-inheritable variation. Most cases of DE VRIES's "ever-

sporting varieties" belong to this group, though under the name "eversporting varieties" there are undoubtedly included the most diverse cases, such as complicated cases of segregation.

We have now seen, that continuous variation may either be caused by an underlying variation of the genotype, and in so far be "inheritable", or by a variation in the non-genetic developmental factors and in so far be non-inheritable.

Also, discontinuous variation may have its cause in a variation of the genotype, or in a variation of the environment in the widest sense, and correspondingly may be either inheritable or otherwise.

III. Selection in genotypically homogeneous groups of organisms.

By considering only the effect of selection upon the characters of the individuals, and by looking upon this effect as of fundamental importance, it was unavoidable that Zoologists and Botanists would reach conclusions, which at first sight look irreconcilable.

Some Botanists have declared, that selection of small differences can have no effect, or at least no permanent effect, and they have generalized this statement, forgetting to add "in self-fertilized plants".

Zoölogists on the other hand have declared that selection of small differences must have been an important factor in species-formation, because they found it to be so in animal-breeding. They too have generalized, and have forgotten to add "in allogamous organisms".

In a general way we can say, that selection of small differences is an important factor in breeding and in species-formation, in those cases and in so far as these small differences are caused by corresponding differences in the genotype, by presence and absence of genes, for which the population is not pure, and not, when these differences are caused by non-genetic developmental factors. Selection therefore has very speedy and permanent effect in a population consisting of a mixture of two or more pure types which have no intercourse sexually, such as pure clones, or pure types of self-fertilized plants homozygous for all their genes, or again in a population consisting of two or more non-mixing types of animals, e. g. asexually-propagating types or species which do not mate together, such as *Mus rattus* and *Mus norvegicus*, or horses and cattle.

Selection has far less speedy, and less permanent effect, in populations, consisting of organisms which *can* interbreed and which there-

fore are not all pure for the same genes, such as populations of maize or of beets.

Still less effect has selection in populations of organisms, which are allogamous and not pure genotypically, such as populations of dioecious plants or of the higher animals, and here again the effect of selection will be very much greater if coupled with inbreeding than without it.

Finally, selection can have no effect whatever in populations of plants or animals, having all the same genotype, whether they belong to the same clone or to the same pure sexually propagated type, such as in pure lines of beans or wheats, but also in inbred families derived from one plant, pure for all its genes, even if not self-fertilized, in pure clones of *Paramæcium* or of *Potatoes*, in purebred homozygous strains of animals (if such exist).

But we have to reckon with a certain group of Geneticians, chiefly Zoölogists, who maintain that there exists a certain kind of continuous variation which is not caused by genotypical variation, not by presence and absence of genes, but which is nevertheless inheritable, in so far, that continued selection of extreme variates shifts the mean in the selected direction. Their conception is essentially Lamarckian, though they would be possibly the first to repudiate this. Let us see on what they found their doctrine, and whether the facts they have assembled can not be explained in a normal way. In the first place, it must be noted, that, for as far as we know, no Botanists hold this belief today. At the time of publication of his book „Die Mutationstheorie“, DE VRIES emphatically did, but this is more than ten years ago.

CASTLE is one of the chief spokesmen of this group. He starts from the fact that “unit-characters vary”, as they undoubtedly do. He wants to know, whether it is possible by selection to change “a unit-character”.

Now, here it is necessary again to ask: what is a unit-character? If a unit-character is a “character determined by one single genetic factor” or rather, if a pair of unit-characters differ in that the organism presenting one has in its germ one gene which the other had not, than the answer must be affirmative, for in as far as other genes, for which the group of organisms may be impure, influence these same characters, selection may have effect. But from his writings it is evident that CASTLE, when he asks the question: can selection modify a unit-character, really means: “Can selection modify a genetic factor?”

How can we ever know the answer to this question? It is evident that to study the influence of selection on a genetic factor, we can never get this genetic factor away from organisms carrying it. But we can at least take pains, to make the disturbing influences as slight as possible. We must, if possible, work only with one genotype, with a group of organisms all having the same set of genes. For we know, that many genes influence each others action on the development.

This requirement would be fulfilled by starting the selection-experiment with one single plant, homozygous for all its genes. The difficulty lies in the question whether such plants exist. We can not easily be sure that a plant is homozygous for all its genes.

If it does give a homogeneous descendence, this only proves, that it was pure for those genes which were factors in its development. We can not be sure of those genes as were not. The only plants, which are certainly so pure, are those, which have developed parthenogenetically from one single gamete. The authors have experiments well under way, which tend to prove that such a thing is possible. Continued self-fertilization tends to make a strain of plants pure for those genes, for which some members are still heterozygous. And continued strict inbreeding in animals does the same thing. If from the daughterplants from self-fertilized seed of one plant, a single one is chosen, and so on for some generations, the family will automatically become pure. A plant, heterozygous for a certain gene, will produce 50 % offspring pure for it, either with or without, so that the chance of choosing a homozygote is 1 : 1. Once a homozygote chosen, the family is pure for this factor, and so it is for all those factors, for which in the family there may still be heterozygotes.

It is for this reason, that families, begun from one single plant, of a habitually self-fertilized type, are as nearly "pure lines" as we can get in practice. If, therefore, selection should be able to modify any character in such a family, it would be an indication that it could change the nature of a gene. Now JOHANNSEN has shown, that selection on such characters as the length-width index of beans, repeated through a number of generations, could not alter these characters. His experiments are very conclusive. Still, objections have been made to them. BELLING, in the American Breeders Magazine, made the objection, that in the experiments of JOHANNSEN different *seeds* were selected, instead of *plants*, differing in the average form of their grains. And an other objection, made by CASTLE and others,

is, that possibly the effect of selection is so slow, that two or three generations might not suffice to give an appreciable result. What we need to know therefore, is whether, if in a practically pure line extreme plants are selected for a great number of generations, say twenty or more, this selection has any effect.

It stands to reason, that direct experiments, serving to make this point clear, would take far too much time. Happily, we chance to have a very good example of the effect of half a century of selection in pure lines.

LOUIS DE VILMORIN, about 1840 began a collection of commercial wheats, a living museum, which has been perpetuated to this day by members of his firm. He at that time already selected one single plant of every variety each generation, and ultimately produced all the seed sold annually by his firm from one plant some generations back. This method of growing pure lines of wheat has since been reinvented several times, amongst others by NILSSON in Svalöf about twelve years ago. LOUIS DE VILMORIN, at the same time as starting his living museum of pure lines, made a collection of ears of his wheats. This collection of ears was discovered in a unused chest of drawers in an attic. They were rather well preserved, although somewhat yellowed by age. But, as was to be expected, the seed in them, in as far as it was not destroyed by insects, failed to germ. When this collection was found, M^r A. MEUNISSIER of Verrières, the genetician of the firm of VILMORIN ANDRIEUX and C^o, took three dozen ears, representing varieties still in the collection, and which have been bred during all the intervening time. He took an ear of the 1911 harvest of each of these same 36 varieties for comparison. Some of the varieties had been bred since 1842, others since 1850 or 1852, all for about half a century. During all this time, they had been, all of them, subjected to a rigorous selection by the wheat-experts of the firm. In varieties with compact ears, the plant with the compactest ears was always chosen, in such with branched ears that with the best branched ear, and so on.

Half a century of selection had *not* changed any one of the 36 varieties *in the least*. The 1850 ear was in every case identical to the 1911 one. It is easy to verify this statement from the photographs one of us took from the ears.

We think, that these photographs must convince even the most sceptical selectionist, that genes can not be modified by any selection.

Is there any possibility, that, notwithstanding these very conclusive experiments, it will be found, that in other cases, it will nevertheless be possible to modify a genetic factor by selection? A priori, there is something to be said for this possibility, though it seems probable that the invariability of the nature of genes is the same in all organisms. In any case, only such experiments should be able to prove the contrary, in which the material was at least as pure as in the experiments showing the immutability of genes.

It is easy to see, that in the first years of Genetics, when we only as yet studied the "unit-character-genes", and it was not known that some genes have only very little influence on the development, the fact that selection may modify all sorts of characters gradually, was easily held to prove, that it was possible that genes were changed in this way.

CASTLE experimented with partially albinistic rats. In these rats, the pigment occurs on definite areas on the body. In those who have the least of it, the anterior half of the body is pigmented, with the exception of a white blaze and white forefeet. When there is a little more of the body pigmented, first the white blaze disappears, the next have a median dorsal stripe, which in other rats extends down upon the sides of the body, in some reaches about half-way down, whereas the still more heavy pigmented ones only have the belly and feet white. Next come rats, which have only a narrow white stripe on the under side, and white feet, which stripe becomes a spot in some others and finally disappears, and lastly there are some rats which only have one white foot and such as are pigmented all over.

We find that most wild *Mus norvegicus* have some white, in fact, the only completely pigmented rats we have ever seen, we have bred ourselves. The darkest pigmented rats are generally called "Irish" in the fancy, the lightest "Hooded". DONCASTER, who has extensively interbred Irish and Hooded rats, states, that only once he has hesitated to class a rat as Hooded or as Irish. Personally we have had many rats which we would be unable thus to classify. Generally, when Irish and Hooded rats are crossed, the hybrids are Irish, and when mated inter se, these give again a number of Hooded young, about 25 %.

From these facts, CASTLE concludes, that the "Hooded character is a unit-character". This he clearly means to be understood to mean, that Hooded rats differ from Irish rats in one genetic factor only, and that all Hooded rats belong to one genotype.

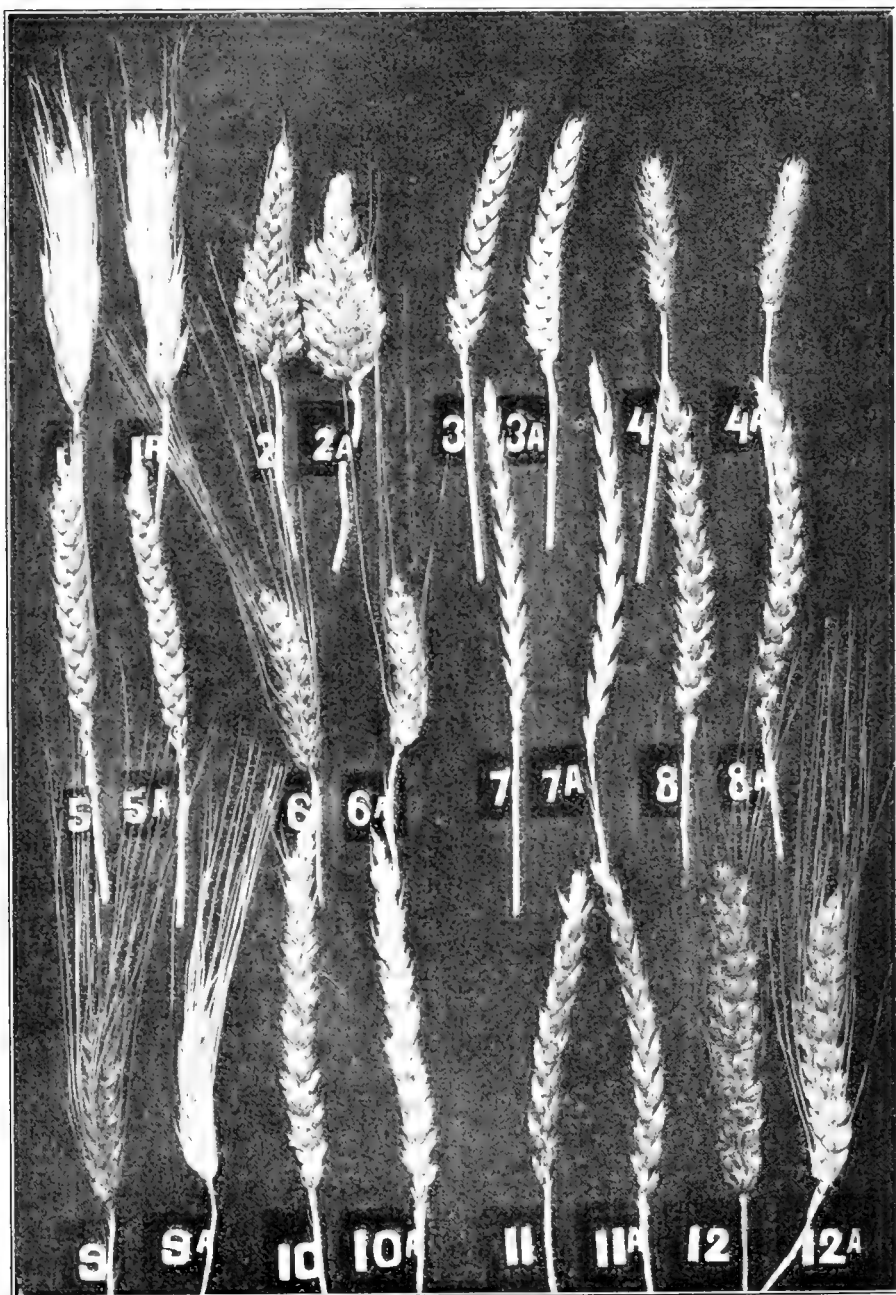


Fig. 1.

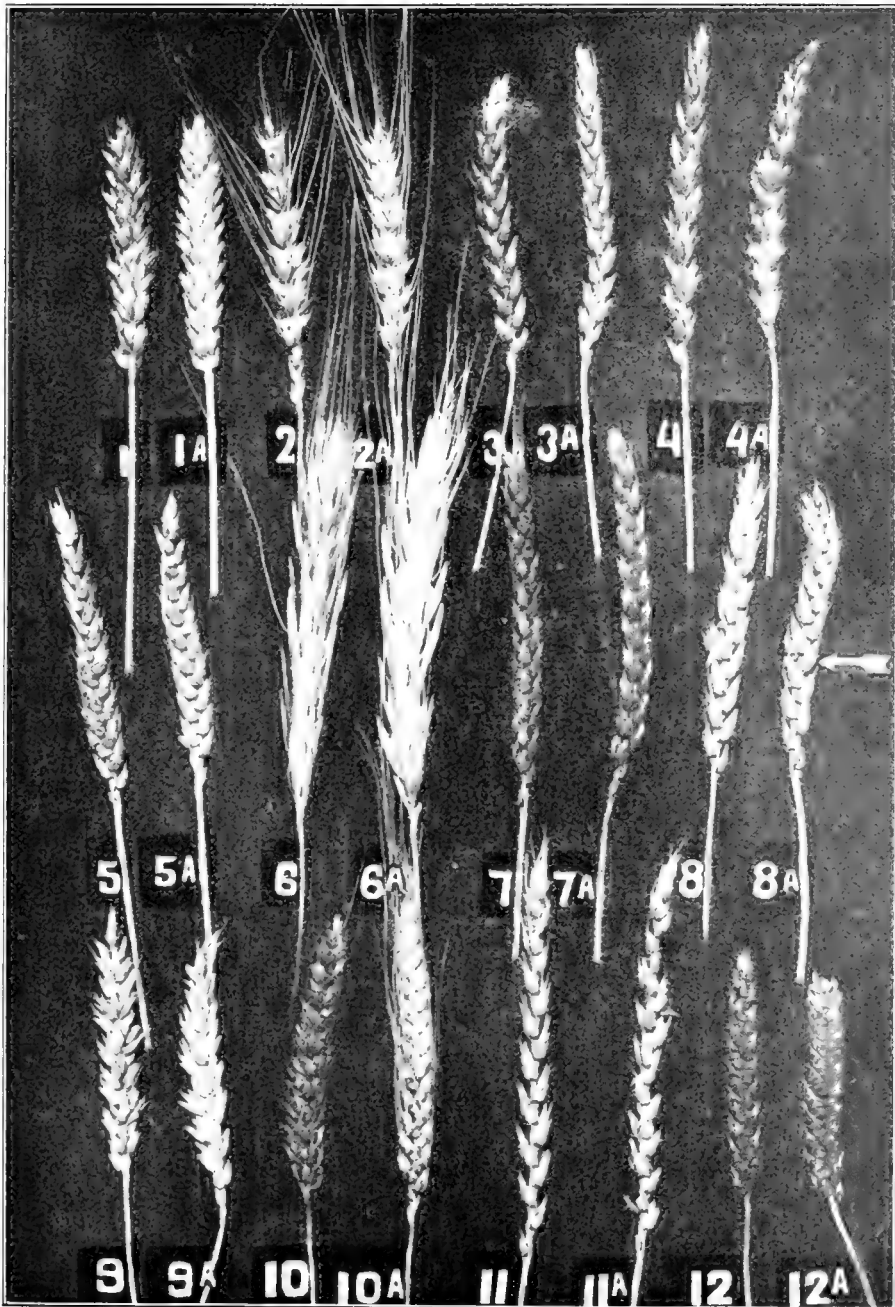


Fig. 2.

This is exactly what would be required, to make the experiments trustworthy, and fit to show, whether or not the genes, influencing the distribution of pigment in rats are modifiable by selection. Everything centers around this question: were the rats, with which CASTLE began his selection-experiments at least all homozygous for all the factors which influence the distribution of pigment, or were they possibly not? For, of course, if there is a possibility, that the rats may have been heterozygous for such factors, or even that they did not all contain the same genetic factors, the results prove nothing whatever.

What proofs does CASTLE advance to make acceptable the required supposition, that his rats constituted a material, homogeneous in respect to genetic factors? He simply states that "Hooded rats differ from Irish ones in one unit-character". And this he seems to think sufficiently proven, by the fact that "Irish and Hooded mendelize".

Now, in the first place, we have to ask ourselves this question: does the fact that one type differs from another in having one gene more or less, necessarily imply that it be pure in respect to all other genes? Posing this question is answering it.

A looseness in applying the term "unit-character" is to blame, or rather, the term "unit-character" itself is to blame, being altogether too elastic and too easily misapplied. If we say, that black and agouti mice differ in one pair of "unit-characters", this simply is a statement of the fact, that the agouti hybrids from a black and an agouti parent, produce, inter se, three times as many agouti as black offspring. If we want to express, that all agoutis have a genetic factor, which all blacks lack, it does not suffice to say, that black and agouti differ in one unit-character. There are at least two kinds of agouti, differing because of the presence in one of another gene. Those mice having this gene are richer in colour than the others. There are also two corresponding kinds of black, with and without the same factor. The statement: "Black is a unit-character" has no significance. It is possible, by selection, to make a population of only black mice, either on the average darker or fader, by changing the proportion, in which the animals with or without the second genetic factor find themselves.

The fact that the Hooded rats have one unit-character, or, to state it a little more correctly, the fact, that Hooded and Irish rats differ in one pair of unit-characters, does not necessarily imply, that all the Hooded rats must therefore constitute one genotype. The

possibility remains, that amongst Irish rats, as well as amongst Hooded ones, more than one gene differentiate the animals, and that selection favours a change of proportion between animals with and those without such genes.

It is, for example, theoretically very well possible, that, in the case of the partially albinistic rats, we would have a complete analogon to NILSSON-EHLE's case of the coloured wheats. Supposing, that a number of genetic factors, each by their coöperation tend to make the coloured area on such a rat extend further on the body, it is easy to see, how a light animal, mated to a dark one, may produce dark young, which, in their turn, will give some light ones. And if it pleases us, at some arbitrary point in the range of pigmentation-grades, to make a division, by calling all the lighter animals by one name, and all the darker ones by another, it may very well be, that we will get about three rats of the darker type to one of the lighter. Especially must this be so, if one of the genetic factors involved happens to have a somewhat greater influence on the development than the others.

We see, that it is vitally important to know, whether the material used by CASTLE was pure for all the genetic factors involving the extension of pigmentation, or whether it possibly was not. We know, that generally, animal populations are very far from pure, in respect to all sorts of genes, even for such as give them part of their commercial value, and the lack of which may make them worthless. So for instance, we found that in Holland black sheep, which always lack a genetic factor, present in the whites, though never used for breeding-purposes, are nevertheless produced in practically all the very best folds. The same holds true for red-and-white individuals in the black-and-white Dutch cattle, miscalled Holstein-Frisians.

Even for such very important genes, a percentage of the animals is always impure, and by the ordinary methods of breeding, this proportion is only exceedingly slowly being ameliorated. Weeding out the heterozygotes, whenever they betray themselves, ought to help, and one of the best sheep-breeders in Holland, Mr J. DYT, on Texel, is now using this method consistently.

Strict inbreeding, mating of brother and sister, parent and child, together with a weeding out of any couple, consisting of heterozygotes, and their possible children, would theoretically be the very best method of making a family of animals pure for any genetic factor its members may contain. For this heightens the chance, of

bringing the heterozygotes together, and once two animals happen to be mated, both pure for the same gene, the family will be pure in respect to this gene.

Even strict inbreeding, *without any selection*, as surely must bring about a similar result. In a family of animals, strictly inbred (brother to sister, parent to child), it must necessarily happen, that two are mated, homozygous for the same genetic factor or both lacking it, from which moment the family derived from this single couple, will be pure in respect to that gene.

Now, did CASTLE take the only precaution possible, to heighten the probability of starting his selection-experiments with material pure in respect to the genetic factors possibly involved? Did he use material severely inbred for a great number of generations?

He did not, and this decimates the value of his work. Not only did he not begin his experiments with severely inbred material, but throughout the course of his experiment, the animals were not so bred.

If CASTLE's rats were not genetically homogeneous material, he should have seen instances of segregation. Did he see such instances, distribution of any gene over half the number of gametes produced by an animal heterozygous for it?

The answer must be: no, he could not see evidences of segregation in his pedigrees, *because he made no pedigrees* of individual rats, but only tables of averages, thoroughly grinding up as it were, and mixing his results before even looking at them.

The statistical expression of the recorded results of selection-experiments on such a vast scale as those of CASTLE and his assistants, (they bred over ten thousand rats) is the only reliable way of obscuring segregation within Hooded and Irish families, if such segregation occurs. Now, does it occur? Is there any evidence for segregation of genes in Hooded rats, or in Irish rats?

To find this out, it is obviously useless to work over CASTLE's results. As useless, as it would be to try and find out the shape of the individual potatoes which went into a dish of "Purée de pommes de terre". If, by chance, there exist any extensive pedigrees of rat-families recorded by pictures, CASTLE may still do so himself.

A little more than three years ago, the authors set out to try to find out by carefull pedigree-breeding of Irish and Hooded rats, whether or not there would become visible indications of segregation within these groups. We bought some Hooded rats, and an Irish

male, bred from a wild *Mus norvegicus* and a female "rat de laboratoire". The rats were numbered, and classed in a catalogue, which gave on each half page the number of a rat, its colour, and sex and the number of its parents, the animals it was mated to, and those of its young, produced with any of these. A picture of the rat was filled in in an outline, printed on the page from a rubber stamp. Thus, it was easy, for any given rat, to look up its ascendants as well as its descendants.

The breeding-experiments ended in a catastrophe, only one single rat surviving an all-devastating epidemic.

The records, however complete, were far from giving us a clear oversight over the results so far obtained. When however, Prof. CASTLE published his paper in the American Breeders Magazine, and thus showed still to adhere to the belief, that he had, by selection, modified a gene (or in his own words a unit-character) we thought it worth while to put the pictures of our rats together, and arrange them in pedigrees, to show clearly what selection had accomplished in the few generations we had bred.

The result is shown in the two figures. Of each family the parents are figured at the left, all the children born from them at the right. Where a rat figures more than once in the plate, it has been given a distinctive sign, to facilitate looking up its descendance.

In the first figure is shown the genealogy of a family of Hooded rats, originating from a brother and sister, of which we know nothing further, than that they were produced from two hooded parents, and that the litter contained some albinos. These two rats, N^os 47 and 3 have given eleven Hooded children, of which some were as dark as the parents or darker (e. g. 46 and 125) and some much lighter (45, 44, 50).

The variation in this family is discontinuous.

Two of the darkest, N^os 49 and 125 have been mated (46 and 125 being of the same sex) and they have given three dark hooded young. Two of the lightest, 44 and 50, have given only two light Hooded young. The two extremes, 44 and 46 have been mated, producing dark and light Hooded young. The two lightest, 44 and 45, have given fourteen children, all Hooded, and all light. One of the dark sons of 44 and 46, N^o 150, has been mated back to his mother, 46. They have given dark young chiefly, but also some lights, 261 and 268. Of these, two dark ones have been selected, 23, 263 and 260. These have given six young, all dark.

What are we to conclude from these results? The variation is clearly discontinuous. In this family, light Hooded and dark Hooded have behaved exactly as Hooded and Irish usually do, they have "Mendelized".

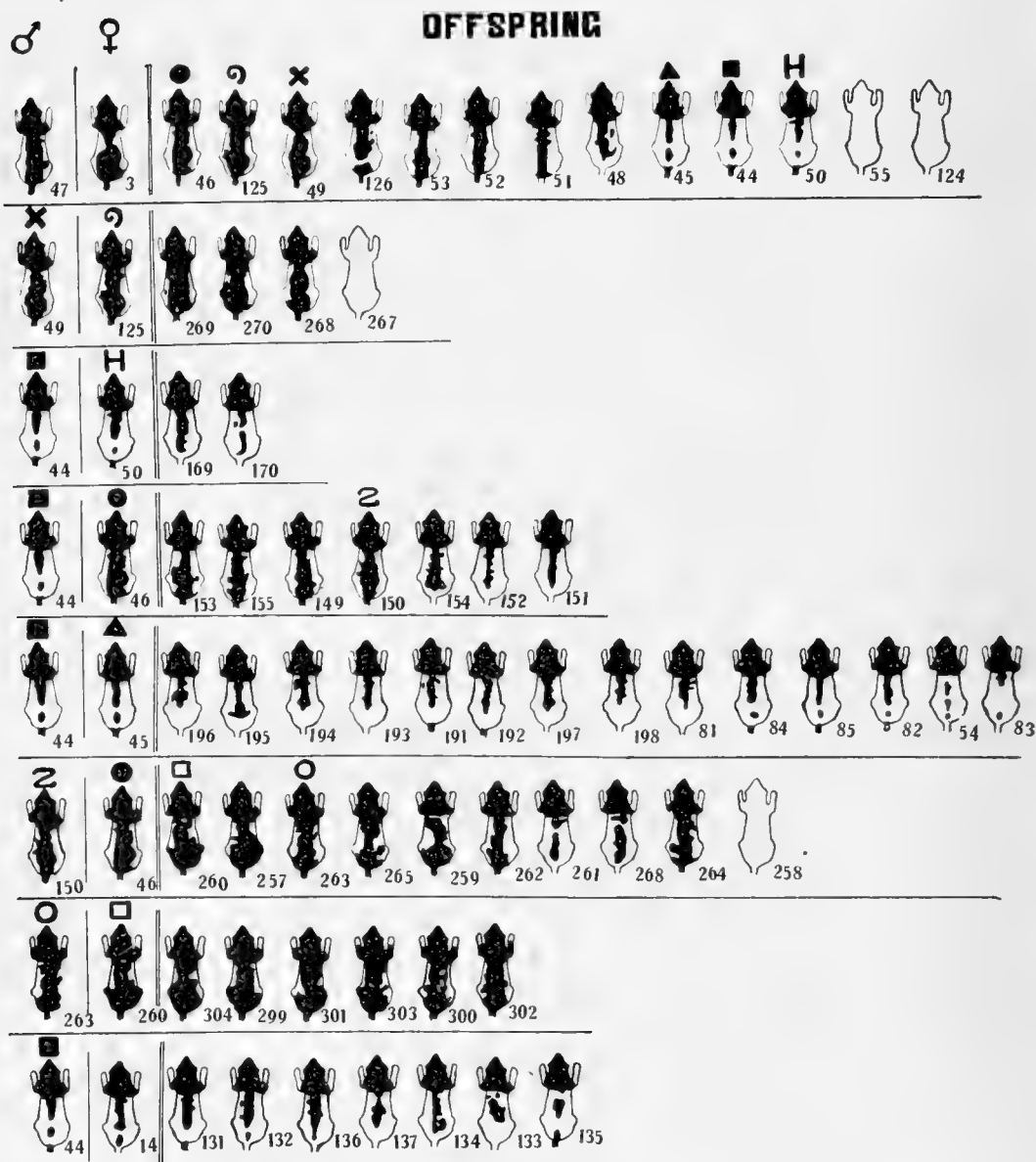


Fig. 3.

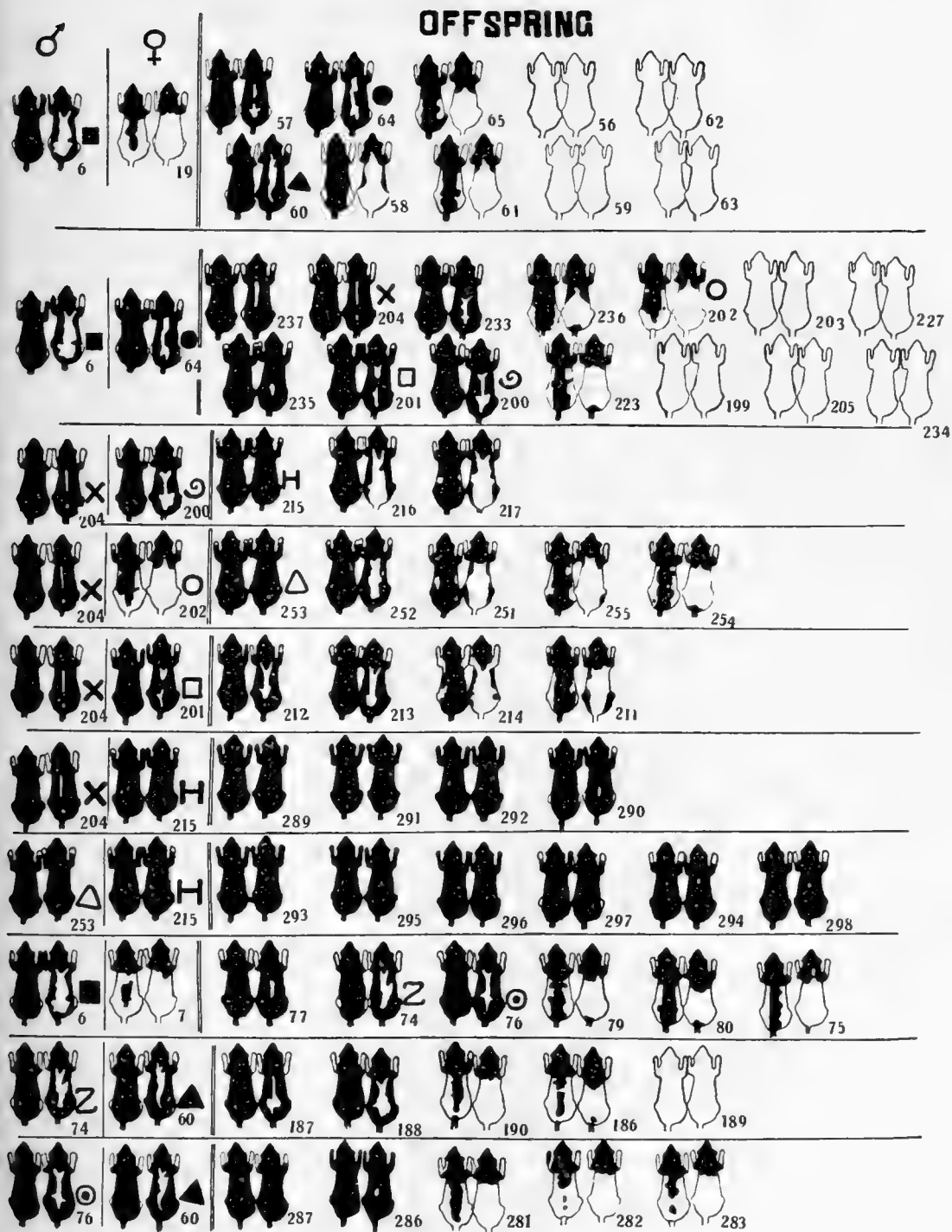


Fig. 4., On this plate the dorsal and ventral side of each rat is pictured.

We must not be misunderstood to say, that there are only two types of Hooded rats, but simply, that here at least we have shown a gene, which distinguished some Hooded rats from others.

N^os 47, 3, 46, 150, are heterozygous for this genetic factor, N^os 49, 125, 263 and 260 are probably homozygous for the same, or at least one of each pair, and N^os 44, 45, 50, 169, 170, 195, 196, 193, 194, 191, 192, 197, 198, 81, 82, 83, 85 and 54 are clearly without it.

Here we have the first indication of a gene, distinguishing partially albino rats from others, which is not that, which by its presence or absence makes the distinction between Irish and Hooded rats. We will for a moment call this last gene A and the newly found one B.

Are these two genes, A and B, independantly transmitted? For this we must look to the other table, Figure 4.

Irish male N^o 6 was mated to a light hooded female, 19. As neither from this mating, nor from another with a light Hooded female, were there light Hooded young, it must be concluded that 6 was pure for B, though impure for A. His formula in respect to these two genes was therefore AaBB.

6 Was mated to his daughter 64, who, because of her breeding, must have been AaBb. Thus the mating of 6×64 becomes $AaBB \times AaBb$. This should give two classes of young only, Irish and dark Hooded, as we actually find.

204 And 200 are both Irish, they have only three young of which two Irish and one, N^o 217, Irish or dark Hooded.

204 Has been bred to three other females. With 202, dark Hooded from 6 and 64, he gave Irish and dark Hooded children. Either 204 or 202 has therefore been homozygous for B. (251 can not easily be classed.)

201 Is another sister to whom 204 has been mated, she was also Irish and impure for A, like 204, for they gave some dark Hooded young.

204 Has been mated to his daughter 215, producing only Irish and solidcoloured young. This proves 215 to be homozygous for A. This can be further seen from her mating to 253 which produced only Irish and self-coloured young.

When male 6 was mated to light Hooded female 7, they gave Irish and dark Hooded. We now come to a mating of 60 and 74, half-sibs, both from male 6 and light Hooded mothers, and therefore necessarily both AaBb. They ought to give some light Hooded young.

In fact the only two Hooded children from this mating are light. 76 \times 60 is another mating of the same nature, giving the same result.

This pedigree gives no answer to the question, as to what would be the characters of an Ab rat, an Irish, which when mated to light Hooded would produce only Irish and light Hooded. Such a rat has however been figured by CASTLE in the only individual pedigree recorded by a picture, and this picture shows it to be an Irish like the AB Irish ones.

We have now shown the existence of still another gene, present in some rats, absent from others. In rats, which are Hooded, presence or absence of this gene makes the difference between dark Hooded and light Hooded. It will probably be possible to find still more of these genes, by selection-experiments within a family of light Hooded rats. From our pedigrees the first evidence for the existence of our factor B, could only be got from the pedigree of the Hooded family.

It is further clear, that by calculating the average grades of parents and children, nothing whatever would have been got from these pedigrees. Looked at, side by side with the table of pictures, such a statistical rendering of the facts becomes absolutely meaningless. We now know several things. If, from one lot of rats, CASTLE and his assistants could breed extremely light hooded as well as practically self-coloured ones, this may mean that for at least two perfectly independant genes, this family was heterogeneous, either because some rats were heterozygous for one or both, or because these factors were present in some rats, absent from others. And if his material was possibly heterogeneous for the factors we know, which influence extent of pigmentation, it is very improbable that it happened to be pure for other such genes, which we do not yet know separately. We may therefore, with all safety, conclude *that the selection-experiments of Prof. CASTLE with Hooded rats do not make it in the least probable that selection could change a gene*, as it is evident that he did not take any of the indispensable preliminary precautions which alone could have made his experiments fit to elucidate the question to which he wanted the answer.

There is one point which needs clearing up. It may seem curious to many, that, if selection in CASTLE's series acted by eliminating genes, it did not have very much more striking results.

We, in our two or three generations, had far better results than CASTLE in six. It must be noted, that CASTLE did not strictly inbreed

his rats, and especially, that *he did not select them very rigourously*.

We read for instance, that from light Hooded rats, he obtained some without any backstripe. He then did not continue with rats of this category only, but he chose as parents for the next generation some without backstripe, and some with a reduced backstripe. This example shows, that he did not, as a matter of principle, continue only from parents, having the chosen character best developed.

CASTLE, throughout his paper, emphasizes that selective breeding is necessary very slow work, and that, therefore, the effect of selection may escape us "Mendelians", looking only for gross differences. But this slowness of the effect of selection, in those cases in which it must have results, is only apparent. In CASTLE's selection-series this slowness is certainly unduly flattered.

It might be said by some selectionist that CASTLE's experiments with rats are not the only ones, which seem to prove the modification of genes by selection, and that, even now this one case happens to be disproven, other similar cases still stand. To this we can only answer, that all those cases are very similar, and that especially they all have the same defects. In no one case have the experiments been started with material which was strictly inbred, and which had only the slightest claim to genetic homogeneity.

It is evident, that it would be unfeasible to work over all those cases which have been published as proof for the supposition that selection can modify a gene. Such work would be hopeless; while we should be engaged in breeding-experiments, patiently disentangling the genetic factors overlooked, the authors of these cases would be busy getting up new instances for us to disprove.

It is easy to see, how one can, by selecting the animals which vary in one direction, make a family which lacks such factors as by their coöperation to the development tend to influence it in the opposite direction, if the material is impure for such factors.

And it is also easy to see, why, in a strictly inbred family (brother to sister, parent to child) such selection has a much more speedy effect than in mixed breeding.

But it is obvious that, when such a change is accomplished, selection in the opposite direction will never succeed in bringing the lost genes back, and therefore it would be impossible in an inbred family, to bring it back to its starting-point. Still, this would be

as easy, if selection in reality changed the germinal bases underlying the character in question.

We challenge anyone, by selection to change any character in any direction, beyond the range of its modifications, and then to bring it back to its starting-point, beginning with one brother and one sister of like grade (or with one plant) and by strictly inbreeding (self-fertilizing) this family (brother to sister, parent to child). The range of modifications of animal characters to be measured by the greatest difference in respect of the character selected, between the two sides (right and left) of the most asymmetrical animal produced. For the whole animal comes from one zygote.

IV. Statistical methods in the study of variation.

A very lamentable error in the selection-experiments of some authors and notably in those of Prof. CASTLE with Hooded rats, results from the fact, that it is simply taken for granted that the material is genetically pure, and can therefore be treated by statistical methods.

Now, it may be conceded, that possibly the study of modifications of genetically pure material may be interesting from certain points of view (though we can not see how it could ever bring us anywhere biologically) but in material not certainly pure, the method is a very dangerous one, and may readily give very misleading results.

For as the statistical method concerns itself exclusively with results, and absolutely neglects the causes of variation, it must hopelessly tangle up these causes, and we could only conceive of a mathematician, absolutely callous to the biological problems involved, delighting in arranging and manipulating the figures for their own sake.

For the biologist the statistical method must be the very last resource, a thing to be used only in those cases, where an analysis of causes seems hopelessly impossible, and where the results of these causes have been collected anyhow. For instance in practical cases, such as in the Life-insurance-business.

The average grade, to which an organ is developed in two parents has not only not necessarily any relation to the grade this organ has in any one of their children, worse, it even stands in no biological relation to the grade shown by either one of them.

If anyone tells us, that this horse has four legs, this hen two and that spider eight, and that, therefore, these three animals have an average number of four and two thirds leg, most of us would see that this, though expressing a mathematical truth, has no biological significance.

But if another tells us, that this man is six feet long and his brother five, and that therefore they have an average height of five and a half foot, there would certainly be some, who would think that this statement corresponded to something biologically. The tailor of our two brothers would certainly smile if they brought him their carefully tabulated average measure.

A statistical representation of the facts of inheritance would be justified only in a case in which we would be sure that the inheritance were wholly "blending". Cases of true "blending" inheritance have never been found by analytical breeding-experiments worth the name, and probably "blending" inheritance is a fiction, the belief in which has been created by just this statistical method, by making a hash of facts of inheritance.

Suppose we have a population of birds, in which some are black, and some, because of a lack of one certain gene, are white. We start with equal proportions. We now make an arbitrary scale of colours, beginning with white, calling it one, passing through very light grey and darker gray to black, calling these grades 1—10. The average colour of our population will be one plus ten divided by two, which makes five and a half. Now some influence sets in which favours the survival of the black birds rather than the white ones. For instance, the birds are turned out to shift for themselves and the white ones fall more easily a prey to cats and owls.

Gradually the average shade darkens. It passes from 5.5 to 6 and 7 and 8, finally becomes nearly 10, nearly all the white ones having been caught.

Now this example illustrates several things. In the first place, our average colour will be pushed to one direction, not only in the course of generations, but even during the first winter, when the animals do not breed, but are simply being eaten, the white ones more rapidly than the black ones.

Secondly, it shows, how the method gives us an altogether wrong idea of the facts. In reality, in the population there never has been seen an animal of grade 6 or 7, or of any other grade but 1 or 10.

And why, if the method proves itself wrong in a case where the difference between the individuals mixed is a striking, "discontinuous" one, should it be less wrong in cases, in which differences are more subtle and smaller, and where it is less easily proven absurd?

Even if in partially albinistic rats, there did not exist any but self-coloured animals and mutually indistinguishable light Hooded

ones, could Prof. CASTLE, by measuring, adding and dividing the extent of his animals dorsal-stripe, have got the figures actually obtained.

We know, that gradually his individual rats became darker in one series and lighter in the other, *because he tells us so*; from the average grades tabulated, such a fact could never be got, they could as well be the expression of a gradual preponderance of dark over light rats in one, of light over dark rats in the other series.

V. Series of genetic factors which influence the development in the same direction.

The days have passed, when people speculated upon the ways in which the "determinants" "called into being" the characters. Most geneticians are now fairly well in accord that each character (with the organism showing it, which must not be overlooked) results from the coöperation of a large number of factors, genetic, inherited ones, and environmental factors. This is the chief reason why it is wrong to call the different genetic factors by the first letter of the name of some quality they, in some combinations, help to bring about. Thus, for example, was a certain gene studied in rodents called B, or S, Z or N by some, according to the nationality of the authors, because of the fact, that animals, having this gene, in combination with a few hundred others, and in the absence of a number of still other factors, are black. It has been said that such names only serve as an aid to the memory, but the danger remains, that some people, by the use of such letters recalling characters, are strengthened in the erroneous belief that these factors "call into being" these qualities.

We know at least seven different genetic factors in the development of the rodents, which influence the coat-colour, and we know exactly what combinations of these factors may produce certain colours under definite circumstances.

Thus, if a mouse or cavy shall be black, it must contain with other things at least the genes A, B, C, D, E, and F, and it may not contain a gene called G, lest it become agouti.

Again, we know a series of genetic factors, which all influence the colour of the eye in mice. Some of these tend, in certain combinations, to make the colour blacker, others to make it redder. We happen to know these factors very well, and what other influence they have on the development of a mouse.

NILSSON-EHLE has studied a series of genes, which all, by their coöperation to the development of a wheatplant, tend to make the colour of its grain darker. How these factors exert this influence, (speaking physiologically) we do not know at all, nor do we know, what other characters of wheat each one of them may influence. It is easy to see, that the two last cases are completely analogous. With the exception, that we know more of the factors influencing eye-colour of the mouse, than about those influencing grain-colour of wheat.

Prof. ARNOLD LANG has used NILSSON-EHLE'S example to give a tentative rational explanation of some cases of so-called blending inheritance, notably of the fact that CASTLE obtained young rabbits, intermediate between their parents in earlength, from which young in a limited number of offspring, he obtained none with an earlength as great as that of the grandmother, or as small as that of the grandfather. He showed, that by assuming that several genes influenced earlength, a very plausible explanation of this case could be given. But he went further, he invented a new term to be applied in such cases, *Polymerie*. To cite his own words: Von *Polymerie* könnten wir also sprechen, wenn eine bestimmte Eigenschaft in den Gameten von mehreren gleichartigen aber selbständigen Genen bedingt würde, deren Wirkungen sich kumulieren.

This wholly technical point is, we think, a weak spot in the otherwise admirable paper by LANG. For, what constitutes the difference between Polymeres and other genes? Only this, that Polymeres would be "gleichartig", having the same nature. Now, do the facts force us, to admit, that a number of Polymeres have more in common than an equal number of other genes? We mean, something which should be of fundamental importance.

Clearly, they have this in common, that they influence the development in the same direction. This is something. But would it not be necessary to know that they influence the development in the same way, to distinguish them from other genes? That two influences have an analogous result does not necessarily stamp them as of one kind. Far from it. If they had the same influence physiologically it would be something different. If one genetic factor darkens the colour of wheat by helping to produce in the grain a coloured substance, and a second genetic factor darkens the colour by making the grain more transparent, what, we want to ask, have these two things in common which justifies their being classed together? If the factor H, which distinguishes richly coloured mice from fade ones,

by its presence in some combinations tends to make the eye black, instead of ruby, and the factor E, which distinguishes black mice from lilac ones does the same thing, does this analogous result suffice to call these two genes "*Polymeres*"? I think nobody would want to call them so, because we know these genes as different, as apart from eyecolour they both influence coat-colour, and this in a different way. But then, must we call the genes studied by NILSSON-EHLE *Polymeres*, simply because as yet we know only that they influence grain-colour, and because as yet we do not know, what other possible effect each may have on the development of a wheat-plant?

Looked at in this way, the distinction between *Polymeres* and other genes becomes wholly artificial.

There exists a good example, which beautifully illustrates this point. In the Pea, DE VILMORIN has found a gene which was absent from all those pea-plants, of which the dry seeds adhere together in the pod.

We will call this factor A. Plants with A never have any grains sticking together. Plants without A may or may not present the phenomenon, and this depends, apart from non-genetic influences, such as a wetter or drier season, chiefly from the presence or absence of the genes we will call B, C, D, E, F, and G. In such a way, that presence of D and G tends to make the grains cohere better, and that presence of E and F makes them looser, so that they break apart more easily. B and C finally, when they happen to be together in the plant, have the same influence, but neither of these has by itself any appreciable effect.

This case would assuredly be classed as one of *Polymerie*, were it not, that by chance we happened to know the six last genes, apart from their tendency to favour or hinder the cohesion of the grain. We know the influence these genes exert on other parts of the plant. The presence of factors B and C together is necessary for the formation of the waxy gloss on the whole pea-plant, seeds included. This impalpable layer of waxy stuff seems to hinder the ripening seeds in cementing themselves well together.

The genetic factor D, by its coöperation or absence, makes the difference between plants with horny, stiff, smooth pods and those with soft pods, which cling to the seeds, and in drying often break them apart.

E makes the difference between white-flowered and rose-flowered plants. The seeds of a plant with E are lightly coloured (if F be absent), and have a lesser tendency to hang well together.

F makes no difference by its presence or absence, unless E be also present, when the grain will be darker coloured, and the flower purple. Grains of this colour stick rarely all together in a pod.

Finally there is G, which is present in plants with broad pods, and not in those with narrow pods. There is a decided difference, in respect to coherence of the seed, between plants with, and those without this gene.

This case beautifully illustrates that the difference between *Polymeres* and other Genes is only caused by the amount of our knowledge of the genes involved. When we hardly know them, and only, that they have, among possible other qualities, also each about the same influence on a certain character, we may call them *Polymeres*, but as soon as we get to know more about them, or more surely still, in those cases, in which we already know such genes in their influence on other points, we will not call them by that name.

It has, of course, never been the intention of Prof. LANG to express the idea that polymeres differ in a fundamental way from other genes. He simply happens to look at genes from the point of the characters they influence, and not reversely. And because he tends to study characters, rather than genes, he naturally wants to class the genes with an eye to their relation to characters. Thus, it is from his point of view, sufficiently remarkable, that groups of genes all influence the same quality in the same direction. There is nothing to be said against this view.

The danger only arises from the fact, that it is all too easy to think, that such groups of genes all influence such a character in the same way, speaking physiologically, and that they must therefore be fundamentally of the same nature, for instance chemically, which assumption is manifestly unwarranted by the facts we find in the better-studied cases.

LANG will never make this mistake, but others will. We have already read about "characters which are determined by one, and others by several determinants" and "characters having a multiple representation in the germ", all unavoidable consequences of the polymere-idea on the unit-character-way of thinking.

The distinction between *Polymeres* and other genes ought to be abandoned by all those, who want to get rid of the term "unit-character".

In writing the genetic formulae it is better to use different signs for all genes, instead of using the same letter, A^1 , A^2 , A^3 etc., for

such genes as happen to influence the same character, as this way of writing the formulae might lead some people to think that these genes somehow were of the same kind.

In the practice of animal-breeding, it is found every day, that nearly all characters of any importance, and therefore subjected to selection, are influenced by several genetic factors for which the population is not pure. It can not be too often emphasized that it is only for this reason, that such characters can be modified by selection. The greater the number of offspring in each generation, the more strictly inbred the family is, and the more severe the selection, the quicker will its effect be felt. The quicker also will the limit be reached, to which the character modified can be bred.

Which is the limit, to which any given character, or any organ, can be brought? Obviously, there is, for a great many things, a physiological limit. This is clearly the case in such instances as that of the proportionally already too small head of certain tumber-pigeons. But it must not be thought, that in many cases we will come anywhere near this physiological limit. For in all cases, there is a limit, given by the most favourable conditions, together with the, for the development of the organ or character, most favourable combination of genes realisable. Genetic developmental factors, which tend to modify the quality in question in the desired way, can be combined only in so far, as by crossing they can be brought into the material, and this can further be bred pure for all such genes. On the other hand, genetic developmental factors, which tend to an influence in the opposite direction, can be eliminated in as far as the material is already impure for them, or can be crossed to organisms, lacking these genes.

It will be clear, that the limits thus imposed upon different qualities must necessarily often fall short of the physiological limits. Thus, for example, there are clearly no physiological limits which restrict the range of colours in *Mus norvegicus*, and keep it far narrower than that in *Mus rattus*, or in *Mus musculus*; only, in the brown rat all individuals are still pure for many genes which are absent from some individuals of the other species. The range of colours may become as extensive as in the other two forms, if these genes happen to get lost in some individuals, either spontaneously, as such genes have been found to get lost occasionally, or by mating to individuals of the other species. No amount of selection alone could do it.

Cases in which a single quality is influenced by several genetic developmental factors, are very common; they are the rule rather than the exception. It would be difficult indeed, to point out a character, on which only one gene had appreciable influence. We must not forget, that only in those instances are we sure of the exact influence one factor has on the development, in which we can study this factor by comparing two individuals, to the development of one of which only it has coöperated, whereas the other developed without undergoing its influence. This holds true for genetic as well as for non-genetic developmental factors.

The only cases therefore, in which we can study the influence of several genetic factors on the same quality, are those, in which each of these genes is present in some, absent from other individuals. Such cases are those of the grain-colour of wheat, of the coherence of pea-seeds, eyecolour of the mouse, and others. In some of them, as in the cases studied by NILSSON-EHLE, the factors studied all happened to influence the development in the same direction. In other cases some genes influence a quality in one direction, others in an opposite direction.

LANG showed that cases of so-called "blending" inheritance could be easily accounted for, by the assumption that the character in question were influenced by several different genetic factors, in respect to which the two forms crossed differed.

He showed, that by assuming the existance of six different factors, each influencing the development in the same way, and to the same extent, for which six factors the hybrid was heterozygote, the facts of blending inheritance could be very well explained. There are however one or two minor points which are somewhat strained in the way in which he offered this explanation.

In the first place, LANG assumed in his explanation, that the quality in those individuals which are heterozygous for a given gene, would be intermediate between the same quality in an individual homozygous for this gene, and one lacking it. It is true, that there seem to be undoubted cases in plants, in which individuals heterozygous for a given gene, are distinguishable from such, as are homozygous for it, but such cases are very clearly exceptions rather than the rule. And in animals, the very few examples of the same phenomenon have a decidedly suspicious look; some of them have already been shown to be cases, in which we had to do with two "antagonistic" genes, and others look very much like cases of "mutual

repulsion" between two genes. Anyway, in animals it is certainly the rule that two individuals, genotypically identical, with the exception that one is pure, the other impure for the same gene, are indistinguishable.

The second strained point in LANG's tentative explanation, is, that he assumed, that in the crosses which would result in cases of blending inheritance, one of the forms crossed possessed all the genes in question, whereas the other form lacked them all.

Or rather, this assumption is directly related to the preceding one, as cause and effect, for it is clear, that, if one parent has some genes, which all tend to influence a certain quality in one direction, the other parent lacking them all, the offspring of such a couple would have the quality developed to the same extent as the first parent, unless heterozygotes and homozygotes differed visibly. Now, we consider it exceedingly unlikely that both improbable possibilities would coincide. Neither is moreover necessary for LANG's explanation of the facts. If one parent has a gene which tends to influence the development in such a way, that a certain quality changes in one direction, which gene the other parent lacks, whereas this other parent has a gene, influencing this quality in the opposite direction, the resulting offspring will be intermediate.

To give an example. A blue Andalusian fowl, when mated by us to "recessive" white hens did not produce as many blue as white chicks, as should result on the hypothesis, that the white Andalusian is a recessive white (blue and black Andalusians being heterozygotes and homozygotes for one single genetic factor), but exclusively blacks and blues in equal proportions.

This would give us the following hypothesis of what causes the peculiar inheritance of colour in the Andalusian fowl. Black Andalusians possess a gene, absent from the whites, which gene, which we will call A, together with all those genes, which all Andalusians have in common, produces a black fowl. They lack another gene, B, which is present in the white Andalusians (which in their turn lack A). This factor B, present in a pigmented fowl, actively "dilutes" the colour. It has no effect in the white Andalusians, because these, as they lack A, are not pigmented. We should therefore expect dilute black (blue) young from the cross black \times white, which, inter se, would give AB, Ab, aB and ab offspring. Now, there is no evidence that in *Andalusians* there are ever produced aabb animals, or AABB. There

seems to be a mutual repulsion between A and B, so that no AB or ab gametes are ever produced. In some varieties of fowls this repulsion does not seem to exist, as pure strains of blue chickens occur.

In other cases, more genes, influencing a character, some in one, some in another direction, may come into play. A good instance is the following. B is a genetic factor which, in mice, makes the difference between recessive yellows (bb) and mice of other colours (Bb and BB) D is the factor distinguishing e. g. black mice from blue ones (D) from (d). Presence or absence of G makes the difference between agouti and black, or between cinnamon and chocolate.

If we now take a dilute yellow agouti mouse, which has a creamish sandy colour, and whose formula, in respect to the three factors named, is bdG, and mate it to a black one (BDg), the young from this mating will all be agouti, the colour of the wild mouse, and as exactly intermediate in colour between the two parents, as it would be possible to imagine.

Or the case of the coherent peas. Suppose, we cross an aBCdEFg pea, which has no, or practically no grains sticking together, to an abcDefG one, in which all the seeds always cohere. The hybrid will be aBCDEFG, and because of this constitution it will be intermediate between its parents.

It seems hardly probable, that the difference between the skin-colour of a Negro and that of an European, should be due to the fact, that the former has a number of genes, which each tend to make the skin darker, which genes would be all lacking from the European. The fact alone, that their hybrid is intermediately coloured, shows, we think, that the European parent of mulattoes must possess one or more factors which by their coöperation to the development tend to lighten the colour of the skin. For else we should have to assume, that by a coincidence, all these genes which the black parent has more than the white one, are of the exceptional kind, which make the individual homozygous for it different from the corresponding heterozygote. If it should be true, that in man there exist genes, which by their coöperation to the development tend to make the skincolour lighter, then it should happen that in some crosses, especially in those, in which the parents differ little in skin-colour, the children resemble the lighter-coloured parent. In the book on "Croisements ethniques" by J. A. N. PERIER, several such instances are given, notably cases of crosses between Arabs and Negroes, or Negroes

and Indians. In this same book instances are given, which go to prove that not all Europeans have children of the same colour from parents of one single darker-coloured race. This also shows the active influence of the lighter parent on the skin-colour of the children from such unions.

Certain authors have regarded the "multiple-factor-hypothesis" as a new kind of dodge, a trick to provide a facile "Mendelian" explication for cases which are evidently "non-Mendelian". We have tried to show, that this hypothesis is not a new one at all, that simply the "one-factor-one-character-idea", which is still all too common, made the fact, that several genetic factors can influence the same quality, look new.

There is not the slightest fundamental difference between cases, in which we are observing the segregation and redistribution of a few genes which happen to influence one single quality, and such, in which a number of genes are studied, which make their influence felt on as many different points.

VI. Rules and Laws in Genetics.

A good example of the general looseness in terminology, which has done so much to hinder the development of Genetics as an inductive science is afforded by the use of the word "law" for some generalizations. The difference between "rule" and "law", which is a very definite one, has been lost sight of by quite a number of authors.

A *rule* results from observations. If we see that something happens very frequently under given circumstances, we can state that it is the rule that under such circumstances this happens. It is a rule that objects, released at a certain distance from the earth's surface fall down. It is a rule that the genes for which an organism is heterozygous, are distributed over the gametes without influencing each others distribution. Such rules simply state what generally happens. We may occasionally find exceptions to rules. A rubber bag, distended by a light gas, does not fall towards the earth, but away from it, and as to the distribution of genes, cases of coupling and of repulsion have been found.

Natural *laws* are generalizations of another kind. Whenever we find a general rule with a number of definite exceptions, we may,

by analyzing the nature of such exceptions, by experimenting, by analyzing the conditions, find a "law", which lies at the base of the rule. To a "law" there are no exceptions. If there is one instance found, which proves that the "law" is not general, it ceases to be a law, and again we have to try and uncover our real law.

It may happen, and in fact, it happens not unfrequently, that to all appearances a rule and a law are flatly opposed. To give an example. We all know that heavy bodies fall with greater velocity than lighter ones. This is a rule. It is only in very exceptional circumstances that bodies of different specific gravity fall with the same velocity, namely, if the room in which they fall is void of air. Still, because by such experiments we know that it is the resistance of the air which causes lighter bodies to fall slower, NEWTON's law is not invalidated by our every-day experience.

Neither of the so-called laws of MENDEL may be called a law. Neither the rule of Dominance, nor the rule of independant segregation. But, through the experiments which show occasional cases of coupling or of mutual repulsion of genes, we know at last that for every gene, which entered only in one gamete of an organism's germ, as many gametes are always produced with as without this gene. This again beautifully illustrates the difference between a rule and a natural law. The rule is that on mating inter se two animals (on selffertilizing a plant), heterozygous for one gene, we get an offspring, consisting of three times as many individuals with as such without this gene. To this rule there may be found exceptions. For instance, the normal hybrids from waltzing and normal mice, when mated inter se, always produce much less than 25% of waltzing young.

But to this law there are no exceptions: "If a certain gene enters in only one of the two gametes, from which an organism grows up, this organism will in its turn produce as many gametes with this gene, as such without it."

In regard to selection, we again have a rule and a law, which on superficial inspection seem flatly to contradict each other. The rule is that "by selection on any character, the mean of the group subjected to this selection, in respect to this character, is shifted into the direction of the variates selected". By a study of the exceptions to this rule (inefficiency of selection in pure lines and in clones) at last this law may be evolved: "Selection can not influence a gene", to which law there are no exceptions.

By not observing the fundamental difference between rules and laws, much confusion has already been created. We do not see how Genetics will be able to deserve the place among the inductive sciences it behoves it to take, so long as whole groups of people, studying the behaviour of characters in crosses continue to ignore such fundamental things.

Bussum (Holland), September 1913.

Notiz über den Begriff der Kryptomerie.

Von Professor Dr. **Erich v. Tschermak.**

(Eingegangen: 28. September 1913.)

Die Feststellung eines regelmäßigen, und zwar in Mendelschen Zahlenverhältnissen erfolgenden Auftretens gewisser Bastardierungsneuheiten oder wahrer Hybridnova — nicht bloßer Neukombinationen von Merkmalen, die bereits an den Stammeltern ausgeprägt waren, hat mich im Jahre 1903 dazu geführt, den Begriff der Kryptomerie aufzustellen und denselben mit Absicht zunächst rein experimentellerfahrungsmäßig zu fassen¹⁾. Ich wollte die neugewonnene Arbeitsrichtung und mich selbst nicht von vornherein auf eine bestimmte Spezialerklärung oder Theorie der beobachteten Erscheinungen festlegen.

Die damals gegebene Definition bezeichnete als kryptomer „solche Formen, welche bei Inzucht in bestimmten charakteristischen Merkmalen konstant sind, jedoch im Anschluß an Fremdbestäubung ohne Zufuhr eines neuen bezüglichen Merkmales dennoch eine charakterische Abänderung jener Merkmale, also neue Eigenschaften oder „Kreuzungsnova“ zutage treten lassen“. Die bei Fremdkreuzung entweder schon in F_1 oder in F_2 gesetzmäßig auftretenden Nova wurden von mir in den einfachsten Fällen als dominierend (F_2 9:3:4 oder 9:7), mitdominierend (F_3 9:3:4), rezessiv (F_2 12:3:1), mitrezessiv (F_2 12:3:1) bezeichnet²⁾. Bei der damaligen Fassung des Begriffes der Kryptomerie spielte vorwiegend noch die Vorstellung mit, daß die fremde Form

¹⁾ Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus I. Mitt. Über die Existenz kryptomerer Pflanzenformen. Beitr. z. Bot. Zentrbl. Bd. 16 H. 1 S. 1—25 1903.

²⁾ Zitat aus 1903. Vgl. auch: Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zeitschr. f. d. landw. Versuchsw. in Österreich 1904, S. 1—106.

nur ein auslösendes Agens, einen Aktivator oder ein sogenanntes Komplement abgebe, daß also in der kryptomeren Form eine eigentliche Anlage zu einer bestimmten Eigenschaft latent vorhanden sei, welche nur der Aktivierung bedürfe. Die beiden Formen, deren Bastardierung ein reguläres Novum ergibt, wurden also als in ungleichem Maße an der Erzeugung des Novums beteiligt angesehen, wofür speziell der Umstand maßgebend war, daß einerseits alle oder fast alle geprüften Rassen von *Pisum sativum* sich befähigt erwiesen, mit einzelnen Rassen von *Pisum arvense* Nova zu ergeben, und daß andererseits analoge Nova anscheinend spontan auch in scheinbar reingezüchteten Beständen von *Pisum arvense* auftraten — beispielsweise gelegentliche Rotblüte oder Samenschalenpunktierung unter sonst konstanten Beständen von rosablühenden oder punktlosen Erbsen.

Analoge Bastardierungsnova, wie ich sie in den oben zitierten Mitteilungen beschrieb, wurden von anderen Autoren in großer Zahl festgestellt — so von Cuénot, Correns, Shull, Bateson mit Saunders und Punnett. Die von den ebengenannten ausgebildete Faktorentheorie, deren Grundidee bekanntlich auf Gregor Mendel zurückgeht, wurde mit Erfolg gerade zur Erklärung solcher mendelnder Hybridnova angewendet. Ich konnte mich dazu erst entschließen, nachdem ich in jahrelangen Versuchen die Faktorenlehre einer eingehenden und vielseitigen Prüfung unterworfen hatte, indem ich die Hybriddeszenten systematisch neuerlichen Bastardierungen, und zwar mit ihren Stammeltern sowie untereinander, ferner mit reinen fremden Formen sowie mit Hybriddeszenten anderer Herkunft unterzog und das experimentelle Resultat mit der aus der Faktorenlehre abgeleiteten Erwartung verglich¹⁾. Die dabei bewährt gefundene und ganz wesentlich erhärtete Faktorenlehre erwies sich auch als ausreichend für die Erklärung des zahlenmäßigen Verhaltens all der von mir beobachteten Bastardierungsnova. Dieselben ließen sich teilweise auf eine Synthese, teilweise auf eine Analyse von Faktoren (Bateson) zurückführen. Speziell fanden die früher erwähnten einfachsten Fälle eines dominierenden, mitdominierenden, rezessiven oder mitrezessiven Novums eine Erklärung als Fälle von bifaktoriellem Unterschied oder

¹⁾ Vgl. bereits meine Darstellung der innerlichen oder wesentlichen Vererbungsweise nach der Faktorenlehre in Bd. IV der Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen von C. Fruwirth, 2. Aufl. 1910 S. 88—105 und speziell: Examen de la théorie des facteurs par le croisement méthodique des hybrides. Paris 1911 sowie Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre Bd. VII, H. 2, 1912. S. 81—234.

dihybrider Bastardierung — und zwar ließ sich die erste Gruppe zurückführen auf Zusammenfügung bisher getrennter Faktoren ($\bar{A}B$), die zweite Gruppe auf isoliertes Hervortreten eines bisher in Kombination ($\bar{A}B$) gestandenen Faktors (Ab) bei Wirkungslosigkeit des isolierten zweiten Faktors ($aB = ab$), die dritte Gruppe als isoliertes Hervortreten des bisher gehemmten, verdrängten oder verdeckten zweiten Faktors (aB) bei Gleicherscheinen aller die beiden Faktoren oder nur den ersten Faktor enthaltenden Formen ($AB = Ab$), endlich die vierte Gruppe als Hervortreten eines dritten Faktors im bisher nicht realisiert gewesenen Falle von Fehlen beider Faktoren (abc).

Die Art der Beziehung der einzelnen Faktoren bedurfte allerdings erst besonderen Studiums, welches mich dazu führte — zum Teil in Übereinstimmung mit Nilsson-Ehle — ein bloß scheinbares und ein wirkliches Zusammenwirken von Faktoren zu unterscheiden, und zwar ein Zusammenwirken in gleichsinnig-positiver Richtung (Kombination¹⁾, Förderung) oder in gegensinnig-negativer Richtung (Hemmung, Verdrängung).

Die begreifliche Wertschätzung der hochbedeutsamen Faktoretheorie — welch erstere allerdings zum Teil schier an Überschätzung grenzt²⁾ — hat bei manchen Autoren dazu geführt, den Begriff der Kryptomerie in den Hintergrund treten zu lassen oder diesbezügliche Mißverständnisse aufkommen zu lassen. Die letzteren bestehen speziell in der Meinung, daß der Kryptomeriebegriff als überflüssig zu betrachten oder aufzulassen sei (Johannsen³⁾) bzw. nichts anderes besage als latente Veranlagung zu einem bestimmten Merkmale (L. Plate⁴⁾). Es scheint mir daher angebracht, unter kurzer Bezugnahme auf meine eigenen neueren Beobachtungen einige aufklärende Bemerkungen zu machen und die neuere Fassung des Kryptomeriebegriffes darzulegen⁵⁾.

¹⁾ Die seinerzeit (1910) von mir gemachte Spezialunterscheidung von Fällen bloßer Auslösung und von Fällen eigentlicher Kombination oder Synthese sei ausdrücklich aufgegeben angesichts des fließenden Charakters der Grenzen, und um nicht zu einer Minderbewertung der einen Komponente einer Kombination bzw. der einen Stammform eines Bastardierungsnovums zu verleiten.

²⁾ Speziell gilt dies dann, wenn man die Analyse eines Bastardierungsfalles mit der Feststellung oder Annahme einer bestimmten Anzahl von Faktoren bereits erschöpft erachtet.

³⁾ Johannsen, Elemente der Erblchkeitslehre. Jena 1909 S. 452. Vgl. demgegenüber die Annahme und Verwertung des Kryptomeriebegriffes bei N. Heribert-Nilsson, Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre Bd. VIII S. 89. 1912.

⁴⁾ L. Plate, Vererbungslehre. Handbücher der Abstammungslehre. II. Bd. 1913.

⁵⁾ Vgl. meine kritischen Bemerkungen in der Arbeit ex 1912, S. 82, 227 und in der Besprechung von L. Plates Vererbungslehre. Wiener mediz. Wochenschrift Mai 1913.

Im Geiste der von verschiedenen Seiten her gefestigten und erhärteten Faktorenlehre könnte man Kryptomerie ganz allgemein definieren als Besitz von Faktoren, welche bei geänderter Faktorenkonstellation — speziell bei Herstellung einer gleichsinnigen Beziehung (Zufuhr fremder Faktoren oder bloße „Assoziation“ bereits vorhandener — siehe unten) oder bei Aufhebung einer gegensinnigen Beziehung (Abspaltung oder bloße Dissoziation) — in besonderer, neuartiger Weise wirksam zu werden vermögen. Kryptomerie im allgemeinsten Sinne bedeutet also Besitz von Faktoren von nichterschöpfter Wirksamkeit.

Zweckmäßiger erscheint es aber, diesen Begriff von der ganz allgemeinen Fassung einzuschränken auf die spezielle Bedingung, daß der Besitz solcher reaktionsfähiger Faktoren sich äußerlich überhaupt nicht verrate, also ein unmerklicher sei. Die Ursache für die Unwirksamkeit der betreffenden Faktoren ist — in den zunächst betrachteten Fällen — gelegen in dem Mangel gewisser ergänzender Faktoren von gleichsinniger Wirkungsrichtung oder in dem gleichzeitigen Vorhandensein anderer Faktoren von gegensinniger Wirkungsrichtung. Eine Manifestation des kryptomeren Charakters bzw. der unwirksamen Faktoren ist demnach bei den einen kryptomeren Elementarformen erst möglich nach Zufuhr der „fehlenden“ Faktoren, bei den andern kryptomeren Elementarformen erst nach Abspaltung der gegensinnigen (hemmenden, verdrängenden, verdeckenden) Faktoren. Eine klare terminologische Unterscheidung aller solcher Formen von jenen, welche zwar äußerlich gleich erscheinen, jedoch in der inneren Zusammensetzung bzw. im Faktorengehalte, sei es durch Mangel oder durch Besitz, verschieden sind, erscheint mir absolut erforderlich¹⁾. Es steht zu hoffen, daß gerade Johannsen,

¹⁾ Um in einem Komplex äußerlich übereinstimmender Individuen die durch eventuelle Kryptomerie innerlich verschiedenen Elementarformen zu unterscheiden, genügt nicht „eine Erprobung auf Konstanz unter Anwendung der besten Beobachtungs- und Messungsmethoden, in einem Worte der Johannsenschen Methode (Linienprinzip)“, wie dies P. Løtsy als praktisches Mittel zur Feststellung einer Elementarart (theoretisch zutreffend definiert als Summe gleichveranlagter homozygotischer Individuen) bezeichnet (Progr. rei botanicae, 4. Bd. S. 367, 1911), sondern es bedarf zudem der Erprobung durch vergleichende Bastardierung der einzelnen Individuen mit einer Anzahl geeigneter fremder Elementarformen. Nur wenn die einzelnen Individuen bei dieser Prüfung immer wieder übereinstimmende Bastardierungsprodukte, speziell übereinstimmend charakteristische Nova ergeben, ist ihre innere Zusammensetzung, ihre Faktorenformel als gleich zu betrachten. Man vergleiche speziell meine diesbezügliche Unterscheidung der einzelnen weißblühenden Elementarformen von *Matthiola* auf Grund vergleichender Bastardierungsprüfung (a. a. O. 1912).

welcher die begriffliche und terminologische Scheidung von äußerer Erscheinungsweise oder Phaenotypus und innerer Zusammensetzung oder Genotypus so klar und verdienstvoll erfaßt hat, nach dieser Klarstellung, derzufolge Kryptomerie im engeren Sinne den unmerklichen Besitz reaktionsfähiger Faktoren bedeuten soll, und zwar unter Wirkungsbehinderung durch Fehlen oder unter Wirkungsbehinderung bzw. Wirkungsablenkung durch Vorhandensein gewisser anderer Faktoren, mir beipflichtet. — Bei einer Mehrzahl von Faktoren, vor denen jeder für sich, aber auch gewisse Kombinationen unmerklich bleiben, resultieren bei der Aufspaltung mehrere verschiedene kryptomere Formen, welche die Verschiedenheit ihrer inneren Zusammensetzung bei Rehybridisation deutlich verraten. So konnte ich, wie bereits 1910 mitgeteilt und 1912 im Detail belegt, aus der Bastardierung rote behaarte \times bestimmte weiße glatte Levkoje (AbC bzw. $A_1A_2A_3bC \times aBc$ bzw. $a_1A_2A_3Bc$) die theoretisch deduzierbaren viererlei homozygotischen Weiß (aBC , aBc , abC , abc) unter den Spaltungsprodukten tatsächlich isolieren. Drei davon sind als kryptomer bezüglich der Faktoren BC oder B oder C zu bezeichnen; nur die vierte Form (abc) ist nicht mehr kryptomer. Die Folge jener Kryptomerie ist es, daß bei Rehybridisation, beispielsweise mit Aschrosa (Abc), in dem ersten Falle ($aBC \times Abc$) eine Reinviolette, im zweiten ($aBc \times Abc$) eine aschviolette, im dritten ($abC \times Abc$) eine reinrosa, im vierten ($abc \times Abc$) eine aschrosa F_1 -Generation resultiert. Andererseits sind nicht-kryptomere Hybriddeszendents vom *Pisum sativum*-Typus aus Kreuzungen *P. sativum* \times *P. arvense* zu extrahieren¹⁾ — beispielsweise solche von der Formel ab aus rosa (Ab) \times weiß (aB), cd aus makellos *P. arvense* (Cd) \times makellos *P. sativum* (cD), ef aus punktlos *P. arvense* (Ef) \times punktlos *P. sativum*²⁾ (eF).

Aus dem Dargelegten ist zugleich zu ersehen, daß Kryptomerie — zumal in der seit 1910 von mir gegebenen Begriffsbestimmung — und Besitz einer latenten Anlage zu einem bestimmten Merkmal keineswegs gleichzusetzen sind, wie dies L. Plate meint. Der Begriff einer solchen Latenz entspricht überhaupt nicht mehr den Vorstellungen, zu welchen uns die Ausgestaltung und die Verifizierung der Faktorenlehre geführt hat. Jener Begriff erfaßt die Latenz von Faktoren — nur von einer solchen könnte man sprechen — unzulässigweise vom Gesichtspunkte der äußeren Wirkung, des Phaeno-

¹⁾ Vgl. a. a. O. 1912 S. 144, 154, 156.

²⁾ Eine Ausnahme gegenüber den gewöhnlichen kryptomeren (eF) *P. sativum*-Rassen bildet die nichtkryptomere Rasse „Victoria mit violetterm Nabel“ (ef).

typus (nach Johannsen) aus und verleitet leicht zur Minderbewertung des zur Manifestation oder „Aktivität“ führenden Faktors. Demnach liegt mit obiger Gleichsetzung von Kryptomerie und Anlagenlatenz ein augenscheinliches Mißverständnis L. Plates vor.

Eine besondere Spezialbedeutung hat der Kryptomeriebegriff endlich gewonnen durch seine Anwendung auf solche Elementarformen, in welchen gleichfalls reaktionsfähige Faktoren unmerklich vorhanden sind, ihre Wirkungslosigkeit jedoch nicht — wie bei den bisher erörterten Fällen von Kryptomerie sensu strictiori — durch Fehlen oder durch Vorhandensein gewisser anderer Faktoren bedingt ist, sondern auf Unterbleiben einer Wechselwirkung oder Assoziation bereits vorhandener Faktoren beruht. Solche Elementarformen oder Individuen seien als dissoziativ-kryptomer bezeichnet. Die Ursache für das Ausbleiben der typischen Assoziation trotz des Nebeneinandergegeben-seins der zur Reaktion erforderlichen Komponenten ist zunächst nicht aufzeigbar. Das Hindernis könnte physikalisch-chemischer Natur sein¹⁾.

Es ist keineswegs ausgeschlossen, daß gewisse innere Momente, die nicht durch eine Bastardierung bzw. durch Heterozygotie gegeben sind, aber möglicherweise auch gewisse noch nicht näher bezeichnbare äußere Umstände (klimatischer, thermischer, traumatischer Natur wie auch bestimmte Kulturbedingungen) die Reaktionsbedingungen zwischen den Faktoren einer dissoziativ-kryptomeren Form in der Weise zu beeinflussen vermögen, daß plötzlich an einem und dem andern Individuum, ja an einem ganzen Stamm Assoziation eintritt und damit sprunghaft ein neues Merkmal zutage tritt. Allerdings kann ich in den von mir beobachteten Fällen keinen äußeren Grund für die gelegentliche Assoziation anführen, muß also diese Fälle als solche von „spontaner“ Assoziation bezeichnen. Eine solche Entstehung einer scheinbar neuen, eventuell weiterhin völlig konstanten Elementarform durch bloße Assoziation bisher kryptomer vorhandener Faktoren — ohne daß eine Bastardierung bzw. eine Zufuhr neuer Faktoren stattgefunden hätte — bewirkt den Anschein einer Mutation. Ihre Herkunftsweise wird erst klar durch Feststellung und Berücksichtigung des dissoziativ-kryptomeren Charakters der Ausgangsform, in welche die „neue“ Form sehr wohl auch zurückschlagen könnte.

¹⁾ Man vergleiche damit das gleichzeitige Vorhandensein von Glykogen und Diastase in der Leber und in den Muskeln der Winterfrösche, ohne daß Reaktion bzw. Zuckerbildung erfolgt. Hingegen erfolgt eine solche nach Aufhebung eines (etwa strukturellen) Hindernisses durch Zerreißen, Frieren und Auftauen (E. J. Lesser und

Ganz analoge Möglichkeiten bestehen für Kryptomerie im Sinne einer bestehenden Hemmungsassoziation von Faktoren bzw. für eine dissoziative Mutation infolge Anfhörens einer solchen Beziehung. Es ergibt sich sonach eine neue Möglichkeit von sprunghafter Bildung neu erscheinender Elementarformen — nämlich durch eventuell nachdauernde Assoziation bzw. Dissoziation, d. h. durch Herstellung oder Lösung des Bandes zwischen vorhandenen Faktoren. Demgemäß resultiert meines Erachtens die Forderung einer gewissen Einschränkung der Thesen P. Lotsys¹⁾, daß Kreuzung der einzige Erwecker erblicher neuer Formen und die Ursache der Artbildung sei, indem nur dadurch neue Kombinationen von bereits vorhandenen Potenzen gebildet werden — ferner, daß äußere Einwirkungen nicht zur Entstehung neuer Elementarformen führen können. Gewiß stimmt die Assoziations-Dissoziationstheorie insofern mit Lotsys Grundidee überein, als von beiden Seiten nicht eine Erzeugung neuer Faktoren angenommen wird. Bei der assoziativ-dissoziativen Neubildung von Elementarformen handelt es sich eben nicht um eine Änderung im Faktorenbestande bzw. in der Faktorkombination an sich, sondern bloß um eine Änderung der Wirkungsweise vorhandener Faktoren aufeinander — um die Produktion verschiedener im Faktorenbesitz sozusagen isomerer Elementarformen. Gerade hiefür ist jedoch eine auslösende Einflußnahme innerer Momente anzunehmen, die nicht mit Kreuzung zusammenhängen, sowie die allerdings noch unerwiesene Möglichkeit einer solchen Einflußnahme äußerer Momente keineswegs auszuschließen. Die exogenen Mutationen, wie sie Tower und Mac Dougall beschrieben haben, bedürfen jedenfalls einer Prüfung in diesem Sinne. — Andererseits muß der Unterscheidung verschiedener Arten von Variabilität nach Hagedoorn²⁾ und Lotsy (a. a. O. S. 386) — nämlich

1. nichterbliche, exogene Modifikation,
2. erbliche Variation infolge Heterozygotie bzw. Mendelscher Spaltung,

J. Grade, Zeitschr. f. Biologie Bd. 60, S. 371, 1913 sowie E. J. Lesser, Biochem. Zeitschr. Bd. 52, S. 471, 1913).

¹⁾ Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit (Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. Bd. 8 S. 325—333 1912) und Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage (Progr. rei botan. 4. Bd. S. 361—388. 1913).

²⁾ Hagedoorn, Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von W. Roux, Heft 12. Leipzig 1912.

3. erbliche Variation infolge Faktorenverlust bei der Gametenbildung (Verlustmutation — nach P. Lotsy noch fraglich) — als neue Kategorie hinzugefügt werden:

4. erbliche Variation infolge Assoziation oder Dissoziation vorhandener Faktoren, wobei das betreffende Individuum entweder homozygotisch oder heterozygotisch ist. (Heterozygotie kann eine innere Bedingung für Assoziation sein, vgl. unten!)

Als dissoziativ-kryptomere Individuen bzw. Formen, welche sich durch fallweise Assoziation verrieten, konnte ich¹⁾ gewisse rosablühende Hybriddeszendents aus *Pisum sativum* \times *P. arvense* feststellen, die als „rosa larvierte Rot-Individuen“ anzusprechen sind ($A \downarrow B$ statt $\bar{A}B$ — äußerlich gleich Ab). Analog sind dissoziativ-kryptomere Arvense-Individuen ohne Samenschalenpunktierung, welche durch gelegentliches Auftreten punktierter Nachkommen den Besitz der Punktierungsfaktoren verraten ($E \downarrow F$ statt $\bar{E}F$ — äußerlich gleich Ef oder eF oder ef vgl. 1912 S. 157). Ein besonderes detailliertes Studium widmete ich dem dissoziierten Vorkommen des Marmorierungsfaktors neben dem Pigmentierungsfaktor bzw. den Pigmentierungsfaktoren in gewissen Rassen von *Phascolus vulgaris* mit gleichfarbiger Samenschale (1912 S. 190—195). Neben der dissoziativ-kryptomeren braunschaligen Rasse „Hundert für Eine“ ($Abc \downarrow M$) erwiesen sich die meisten, aber nicht alle geprüften weißschaligen Rassen als kryptomer (aM) bezüglich des Marmorierungsfaktors, welcher sich übrigens in gewissen Bastardierungsfällen gleichfarbig \times weiß nur bei Heterozygotie (Mm) mit dem Pigmentfaktor assoziiert.

Auch für solche Merkmale, welche scheinbar einfache Mendelsche Vererbungsweise nach dem *Pisum*-Typus mit dem F_2 -Spaltungsverhältnis 3:1 zeigen und daraufhin als unifaktoriell bewirkt betrachtet werden könnten — beispielsweise Behaarung gegenüber Glätte in den meisten Bastardierungsfällen von *Matthiola* —, besteht die Möglichkeit einer tatsächlichen bi- oder plurifaktoriellen Natur und damit einer Dissoziations-Kryptomerie. Ist nämlich die Verkoppelung von zwei oder mehr Faktoren eine absolute, so vererben sie sich wie ein einzelner Faktor: beispielsweise Faktor für Rotblüte A , erster Faktor für Blattachselmakel (C) und erster Faktor für Samenschalenpigmentierung (G) und für Samenschalenpunktierung (E) in *Pisum arvense* — ebenso die chromogene Haupt- oder Grundkomponente (A_1) und der Behaarungsfaktor bzw. die Behaarungsfaktoren (T_1 T_2) in behaarten weißblühenden Levkojenrassen. Im Zusammenhange damit sei speziell

¹⁾ Vgl. a. a. O. 1912, S. 145—146.

die Unterteilung des Pigmentierungs-, vielleicht auch des Behaarungsfaktors bei *Matthiola* in eine Mehrzahl von Einzelkomponenten betont. Ebenso wie bei gewissen Formen solche Einzelkomponenten doch getrennt vorkommen können, könnte bei anderen ein solcher Anschein erweckt sein nicht durch Fehlen gewisser Komponenten, sondern durch bloßes Ausbleiben einer Assoziation unter den vollzählig vorhandenen Komponenten. Gewisse, z. B. äußere Umstände könnten ein solches Aufsplintern eines scheinbar einheitlichen Faktors in reaktionslose, dissoziierte Komponenten bewirken — ebenso wie andere Umstände ein Zusammenschweißen bisher aufgesplitteter Komponenten und damit beispielsweise Färbung, Behaarung u. dgl. hervorrufen könnten. Besonders für ein Hervorgehen von Kulturformen aus Wildformen ist, wie ich bereits betont¹⁾ und anderwärts detaillierter ausgeführt habe²⁾, an eine solche Möglichkeit zu denken. Eine solche Vorstellung, daß bezüglich der einen Faktoren die Wildform, bezüglich anderer die Kulturform dissoziativ-kryptomer sei, erscheint gestützt durch das gelegentliche, als Atavismus betrachtete Auftreten von dominierenden Wildformmerkmalen an rezessivmerkmaligen Kulturformen. Dasselbe kann sogar lokal in Form einer Knospenmutation erfolgen — beispielsweise konnte ich an Deszendenten aus Kreuzung verschiedener Kulturhaferrassen (F_3 *Avena chinensis* \times Börstlösa Hafer, ebenso aus F_3 *Avena chinensis* \times Goldregen) gelegentlich inmitten eines Ährchens vom Kulturhafertypus neben typischen Körnern vereinzelte solche vom Wildhafertypus (vollständig und dicht behaart, dunkelbraun mit knieförmig gebogener, kräftiger Granne und ringförmigem Kallus) beobachten. In solchen Fällen liegt es gewiß am nächsten, an eine gelegentliche Assoziation von dissoziiert in der Kulturform vorhandenen Wildformfaktoren zu denken bzw. die Kulturform als diesbezüglich dissoziativ-kryptomer zu betrachten. — Die Bedeutung, welche der von mir aufgestellten Theorie der Assoziation und Dissoziation von Faktoren für die Erklärung gewisser Atavismen und Mutationen (einschließlich Knospenmutationen) zukommt, habe ich bereits an einem anderen Orte in den wesentlichen Zügen dargelegt, worauf ich hier nur zu verweisen brauche³⁾.

¹⁾ E. v. Tschermak, Über seltene Getreidebastarde. Beiträge zur Pflanzenzucht, 3. Heft S. 49—61. Berlin 1913

²⁾ E. v. Tschermak, Über die Vererbungsweise bei Art- und Gattungsbastarden von Getreide. Vortrag bei der Naturforscher-Vers., Sept. 1913, Wien und Über seltene Getreidebastarde. Beiträge zur Pflanzenzucht, Berlin, Parey 1913. 3. Heft, S. 49—61.

³⁾ Diese Zeitschrift S. 228—230, 1912.

Versuche über Selektion und Vererbung bei vegetativer Vermehrung von *Allium sativum* L.

Vorläufige Mitteilung von **Paul Vogler**, St. Gallen.

Mit 2 Figuren im Text.

(Eingegangen: 2. Oktober 1913.)

Die Versuche, über die ich an dieser Stelle kurz referieren möchte, erstrecken sich erst über vier Jahre (1910—1913). Sie können also noch nicht als abgeschlossen gelten, und sollen in den nächsten Jahren in größerem Maßstabe fortgesetzt werden. Die Hauptresultate scheinen mir aber doch bereits ziemlich sicher festzustehen; auf diese beschränke ich also meine Berichterstattung.

Die Fragen, welche meinen Versuchen zugrunde liegen, lassen sich folgendermaßen formulieren:

- I. Können durch Selektion aus einer Population auch bei vegetativer Vermehrung einzelne „Stämme“ isoliert werden, deren Unterschiede konstant bleiben?
- II. Ist Selektion nach Plus- und Minusvarianten innerhalb eines Stammes wirksam oder nicht?

Zu solchen Versuchen ist *Allium sativum* besonders geeignet: Es läßt sich leicht vegetativ vermehren und besitzt zwei Eigenschaften, die leicht quantitativ exakt feststellbar sind: das Gewicht der Gesamtzwiebel und die Anzahl der sie zusammensetzenden Brutzwiebeln.

Als Ausgangsmaterial dienten 10 zum Teil im Herbst 1909, zum Teil im Frühjahr 1910 in verschiedenen Läden von St. Gallen gekaufte Knoblauchzwiebeln. Die größte hatte ein Totalgewicht (hier wie überall Summe der Gewichte sämtlicher aus den alten Hüllen herausgeschälter Brutzwiebeln) von 60,9, die kleinste von 12,3 Gramm; die Anzahl der Brutzwiebeln schwankte zwischen 8 und 20.

Im April 1910 wurden sämtliche, einzeln auf 0,02 Gramm genau gewogenen Brutzwiebeln dieser 10 Stämme in einem möglichst ausgeglichenen Gartenbeet ausgepflanzt. Die Ernte fand im Juli statt.

Die lufttrockenen Zwiebeln wurden im folgenden Winter gewogen und die Anzahl ihrer Brutzwiebeln festgestellt.

Dieses erste Versuchsjahr mußte eine Vorfrage entscheiden, nämlich die nach der Abhängigkeit der geernteten Zwiebel vom Gewicht der ausgepflanzten Brutzwiebel. Das Resultat war das erwartete: es besteht ein deutlicher Parallelismus zwischen dem Gewicht der ausgepflanzten Brutzwiebel einerseits und dem Totalgewicht und der Anzahl der Brutzwiebeln der geernteten Zwiebel andererseits.

Daraus folgt: Bei allen Versuchen, wo es sich um Vergleichung handelt, dürfen stets nur aus gleichgroßen Brutzwiebeln herangewachsene Zwiebeln verglichen werden.

Im Frühjahr 1911 wurden aus jedem Stamm je von einer Anzahl Zwiebeln der Ernte von 1910 mehrere Brutzwiebeln von 1 und 2 Gramm Gewicht ausgepflanzt. Weiterhin wurde dann nur noch mit vier Stämmen gearbeitet, nämlich mit den zweien, die 1911 für das Gewicht der Zwiebeln sich als die beiden Extremsten ausgewiesen (V und X) und zwei dazwischen liegenden (VIII und IX). Dadurch wurde es ermöglicht, etwas größere Zahlen zu erhalten. Von diesen vier Stämmen wurde im Frühjahr 1912 je wieder eine möglichst große Anzahl Brutzwiebeln im Gewicht von 2 Gramm ausgepflanzt. Im Frühjahr 1913 konnten dann von jedem Stamm zirka 50 Brutzwiebeln gleichen Gewichts ausgepflanzt werden. Geerntet wurde jeweils ausgangs Juli, gewogen und ausgezählt wurden die Zwiebeln erst, nachdem die alten Hüllen vollständig ausgetrocknet waren.

Die Mittelzahlen der Ernten der Jahre 11—13 sind zusammengestellt in den Tabellen I und II. (Die Mittel der Gewichte sind berechnet aus den auf 0,5 Gramm genau bestimmten Totalgewichten. M, m, σ , v: Mittelwert, mittlerer Fehler, Standardabweichung und Variationskoeffizient nach Johannsen, Elemente).

Diese Zahlen geben zur Beantwortung unserer Frage I folgende Anhaltspunkte: 1. betreffend das Gewicht der Zwiebeln.

Ordne ich die 10 Stämme nach dem mittleren Gewicht der aus den 1- oder 2 gr-Brutzwiebeln erhaltenen Zwiebeln, so bleiben die Differenzen zwischen den aufeinanderfolgenden Werten innerhalb der Grenzen ihrer mittleren Fehler. Selbst, wenn ich aus der Reihe nur die vier weiter untersuchten Stämme herausnehme, sind die Differenzen der aufeinanderfolgenden noch recht klein. Sie betragen für die 1 gr-Reihe:

$$\begin{aligned} \text{V—VIII } 1,100 \pm 1,472 \text{ gr, VIII—IX } 1,650 \pm 1,80 \text{ gr,} \\ \text{IX—X } 1,600 \pm 1,069 \text{ gr.} \end{aligned}$$

Tabelle I.

Mittelwerte der Totalgewichte der in den Jahren 1911—13 geernteten
Zwiebeln der Stämme V, VIII, IX und X.

Stamm und Jahr	N	M gr	$\pm m$ gr	$\pm \sigma$ gr	v
V.					
1911					
aus 1 gr Brtzw.	8	15,750	$\pm 1,144$	$\pm 3,289$	20,9
aus 2 gr Brtzw.	6	24,000	0,878	2,199	9,9
1912	19	26,816	0,654	2,839	10,6
1913	45	18,656	0,654	4,380	23,5
VIII.					
1911					
aus 1 gr Brtzw.	10	14,650	0,925	2,925	19,9
aus 2 gr Brtzw.	8	25,125	1,706	4,824	19,2
1912	37	23,184	0,670	4,072	17,5
1913	46	16,783	0,554	3,753	22,6
IX.					
1911					
aus 1 gr Brtzw.	13	13,000	0,558	2,010	15,5
aus 2 gr Brtzw.	9	21,722	0,910	2,725	12,6
1912	37	24,987	0,686	4,172	16,7
1913	58	17,655	0,633	4,77	27,0
X.					
1911					
aus 1 gr Brtzw.	10	11,400	0,913	2,886	25,3
aus 2 gr Brtzw.	7	17,286	1,328	3,514	20,3
1912	16	22,750	0,687	2,747	12,1
1913	55	14,418	0,416	3,091	21,5

Für die 2 gr-Reihe ergeben sich ähnliche Zahlen, wobei gleichzeitig der Stamm IX an die erste Stelle rückt.

Berücksichtigen wir aber nur die beiden Stämme V und X, so erhalten wir als Differenz V—X $4,350 \pm 1,464$ gr. Sie erreicht also beinahe das Dreifache ihres mittleren Fehlers. Für die 2 gr-Reihe steigt diese Differenz V—X auf $6,714 \pm 1,592$ gr, ist also im Verhältnis zu ihrem mittleren Fehler noch größer.

Daraus, daß diese beiden ziemlich großen Differenzen gleichsinnig waren, ergab sich der erste Anhaltspunkt zur Annahme, daß vielleicht die beiden Stämme V und X sich durch das mittlere Gewicht der aus Brutzwiebeln gleichen Gewichts erhaltenen Zwiebeln unterscheiden lassen.

Tabelle II.

Mittlere Anzahl der Brutzwiebeln der in den Jahren 1911—13 geernteten Zwiebeln der Stämme V, VIII, IX und X.

Stamm und Jahr	N	M gr	\pm_m gr	\pm_σ gr	v
V.					
1911					
aus 1 gr Brtzw.	8	8,750	$\pm 0,723$	$\pm 2,045$	23,4
aus 2 gr Brtzw.	6	13,667	0,609	1,490	10,9
1912	19	11,579	0,731	3,185	27,5
1913	45	16,133	0,441	2,960	18,4
XIII.					
1911					
aus 1 gr Brtzw.	10	9,600	1,022	3,231	33,7
aus 2 gr Brtzw.	8	13,625	0,729	2,057	15,1
1912	37	15,133	0,434	2,636	15,7
1913	46	17,043	0,395	2,702	15,9
IX.					
1911					
aus 1 gr Brtzw.	13	9,769	0,626	2,258	22,7
aus 2 gr Brtzw.	9	11,333	0,444	1,333	11,8
1912	37	11,568	0,433	2,973	25,6
1913	58	14,017	0,391	2,974	21,2
X.					
1911					
aus 1 gr Brtzw.	10	8,200	1,434	4,534	55,3
aus 2 gr Brtzw.	7	11,857	1,266	3,357	28,9
1912	16	12,500	0,433	1,732	13,8
1913	55	16,036	0,264	2,071	12,9

In der Ernte von 1912 haben die beiden Stämme VIII und IX ihre Stelle vertauscht. Ihre Differenz beträgt auch dieses Jahr nur $1,803 \pm 0,952$ gr, ist also so klein, daß die Verschiebung gegenüber 1911 ebensogut durch Zufall bedingt sein kann, wie die Verschiebungen der 2 gr-Reihe gegenüber der 1 gr-Reihe im Jahre 1911.

V und X aber haben ihre Stelle beibehalten mit einer Differenz von $4,166 \pm 0,949$ gr. Diese Differenz, die nun mehr als das Vierfache ihres mittleren Fehlers beträgt, dürfte wohl kaum mehr eine zufällige sein, sondern die Vermutung von 1911 bestätigen.

Die Ernte von 1913 endlich steht vollständig im Einklang mit dem Ergebnis von 1912. Die Reihenfolge der Stämme bleibt die gleiche. Die Differenz V—X ist mit $4,238 \pm 0,775$ gr nun wohl

ziemlich sicher nicht mehr durch Zufälligkeiten bedingt, sondern der Ausdruck einer inneren Verschiedenheit der beiden Stämme.

In drei aufeinanderfolgenden Jahren ist also die im Verhältnis zu ihrem mittleren Fehler ansehnliche Differenz der beiden Stämme V und X gleichsinnig geblieben und ebenso hat sich die Reihenfolge aller 4 Stämme in den beiden letzten Jahren, in denen mit nicht gar zu kleinen Zahlen gearbeitet wurde, erhalten. Daraus darf wohl mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluß gezogen werden:

Aus einer Population von *Allium sativum* können durch Selektion bei vegetativer Vermehrung einzelne Stämme

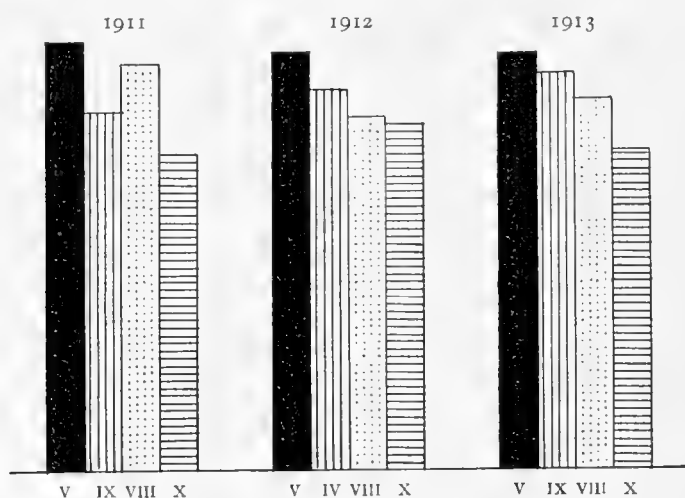


Fig. 1. Mittleres Gewicht der Zwiebeln vier verschiedener Stämme von *Allium sativum* in drei aufeinander folgenden Jahren.

isoliert werden, die sich durch das mittlere Gewicht der aus Brutzwiebeln gleichen Gewichts herangewachsenen Zwiebeln unterscheiden.

Die Figur 1 illustriert dies deutlich. (Um den „Einfluß des Jahrganges“ auszuschalten, wurde für die graphische Darstellung in jedem Jahr das Mittel aus den vier Stämmen gleich 100 gesetzt, und der Mittelwert jedes Stammes in diesem Maßstab ausgedrückt.)

2. Zu ähnlichen Resultaten führt die Tabelle II betr. die Anzahl der Brutzwiebeln. 1911 allerdings ergeben sich noch keine Differenzen, die sich wesentlich über ihren mittleren Fehler erheben (Maximaldifferenz aus der 1 gr-Reihe IX—X = $1,569 \pm 1,560$). Dagegen beträgt die maximale Differenz VIII—IX 1912 $3,565 \pm 0,610$.

1913 bleiben diese beiden Stämme an den Enden der Reihe mit einer Differenz von $3,026 \pm 0,557$.

Es ist also wahrscheinlich, daß auch die Anzahl der Brutzwiebeln für bestimmte Stämme charakteristisch sei. Mit andern Worten: Es lassen sich wahrscheinlich durch Selektion auch Stämme, charakterisiert durch die mittlere Anzahl ihrer Brutzwiebeln isolieren.

Unsere Frage II lautet: Ist Selektion nach Plus- und Minusvarianten innerhalb eines Stammes wirksam?

Schon die Versuche von 1911 machten es wahrscheinlich, daß diese Frage mit nein zu beantworten sei. Diese Versuche wurden so angestellt, daß die ausgepflanzten Brutzwiebeln nicht nur nach Stämmen gesondert waren, sondern auch innerhalb der Stämme nach den Mutterzwiebeln. Und zwar wurden wo immer möglich je zwei Brutzwiebeln von 1 und 2 gr-Gewicht von jeder Mutterzwiebel ausgepflanzt. Es ergab sich dabei, daß keinerlei Parallelismus besteht zwischen dem Gewicht der Mutterzwiebel und dem der Tochterzwiebel, und ebenso wenig zwischen der Anzahl der Brutzwiebeln der Mutterzwiebel und der Tochterzwiebel. Alle 10 Stämme verhielten sich in dieser Beziehung vollständig gleich. Die Zahlen der Stämme VIII und IX mögen als Beispiel angeführt sein:

Gewicht			Anzahl der Brutzwiebeln		
Mutterzwiebel	Tochterzwiebeln der		Mutterzwiebel	Tochterzwiebeln der	
	1 gr-Reihe	2 gr-Reihe		1 gr-Reihe	2 gr-Reihe
Stamm VIII					
28,9 gr	16,7 gr	26,6 gr	17	10	14
22,1	13,5	25,1	16	7	15,5
21	16,8	29,8	17	13	14,5
19,7	15,9	19	12	11,5	11,5
14,4	10,3	—	17	3,5	—
7,5	17,2	—	11	11,5	—
Stamm IX					
25,8	12,3	23,7	21	8,5	12
23,4	12,7	18,7	17	7,5	11
22,3	9,1	20,7	20	9	12,5
18,5	12,3	—	20	11	—
16,3	15,4	23,6	13	10	11,5
15,6	13,8	21,7	15	11,5	10
12,2	13,7	—	12	10,5	—

Erst die Versuche von 1913 wurden wieder so angelegt, daß eine Antwort auf die Frage II zu erwarten war. Die Ernte von 1912 war

in jedem Stamm in drei Gruppen geteilt worden: a größte, m mittlere und c kleinste Zwiebeln. Die Nachkommen wurden getrennt geerntet. Das Resultat gibt folgende kleine Tabelle wieder; für das Gewicht graphisch dargestellt mit Umrechnung der Werte auf das Mittel = 100 in Figur 2:

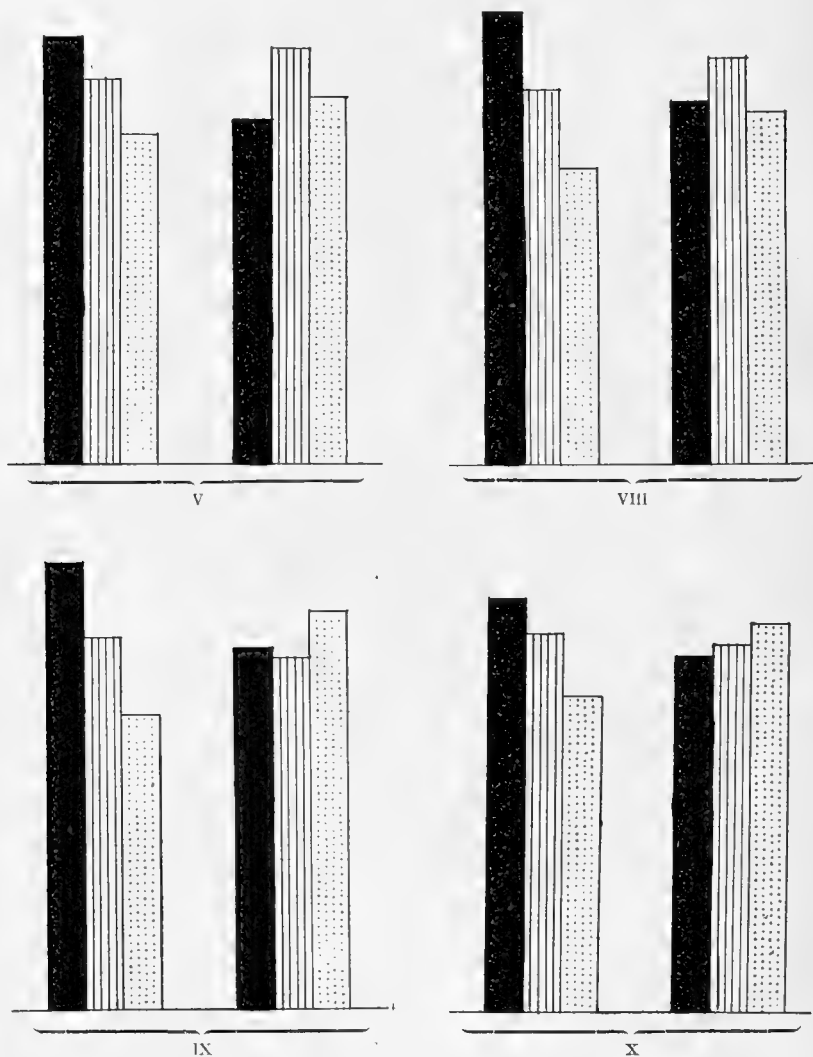


Fig. 2. Selektion nach Plus- und Minusvarianten innerhalb einzelner Stämme von *Allium sativum*. — Links jeweils Mittelgewichte der Mutterzwiebeln, rechts der Tochterzwiebeln.

Stamm	Gruppe	Mittleres Gewicht der		Mittlere Anzahl der Brutzwiebel der	
		Mutterzwiebel	Tochterzwiebel	Mutterzwiebel	Tochterzwiebel
V {	a	29,5 gr	17,4 gr	12	16,9
	m	27,2	20,9	12,2	16,5
	c	23,2	18,4	10,5	15,1
VIII {	a	28,1	16,4	16,7	18,2
	m	23,3	18,5	14,9	17,1
	c	18,1	15,9	13,9	15,7
IX {	a	30,1	17,6	14	14,6
	m	25,1	17,3	10,6	13,1
	c	19,8	19,4	9,7	14,1
X {	a	25,3	14	12,5	12,1
	m	23,1	14,5	12,8	16,1
	c	19,4	15,4	12,2	16,4

Selektion innerhalb eines Stammes ist, was das Gewicht der Zwiebeln anbetrifft, vollständig wirkungslos.

Da die Ausscheidung der Ernte von 1912 nur nach dem Gewicht und nicht nach der Anzahl der Brutzwiebeln stattfand, war von vornherein kein deutliches Resultat zu erwarten für die Anzahl der Brutzwiebeln. Immerhin zeigen die obigen Zahlen, daß auch in dieser Beziehung Selektion kaum wirksam sein dürfte.

Soweit die vorläufigen Hauptresultate. Ich hoffe, mein gesamtes Zahlenmaterial im Jahrbuch 1913 der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft St. Gallen (erscheint Anfang 1914) publizieren zu können, wo dann auch Gelegenheit sein wird, auf einzelne Punkte näher einzutreten.

St. Gallen, im September 1913.

Referate.

Bateson, W. Mendels Principles of Heredity 3. Impression. Cambridge (University Press) 1913.

Das Buch ist ein unveränderter Neudruck der zweiten Auflage, doch nimmt der Verfasser in einer Reihe von Anmerkungen, die am Schlusse des Buches zusammengestellt sind, kurz Stellung zu den zahlreichen neueren Ergebnissen.

Ein Neudruck ohne Änderungen wäre wohl bei jedem anderen Buche über Vererbungslehre heute ein sehr gewagtes Experiment für den Verleger. Gerade für Batesons „Principles“ als das heute schon „klassische Buch des Mendelismus“ ist die Sachlage aber eine andere. Baur.

Johannsen, W. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik. Zweite deutsche, neubearbeitete und sehr erweiterte Ausgabe in dreißig Vorlesungen. gr.-8°. 723 S. 33 Abbildungen im Text. Jena (Fischer) 1913.

Was die erste Auflage der „Elemente“ vor 4 Jahren war, ist die zweite Auflage heute: Eine vollständige, kritische, zusammenfassende Darstellung des heutigen Standes der Vererbungslehre. Sie ist das Handbuch der Vererbungswissenschaft, in dem jeder, der auf diesem Gebiete arbeitet, nachschlagen wird, wenn er sich über irgendeine Teildisziplin unterrichten will. Wohl jeder, der einigermaßen die Massenproduktion von Vererbungsarbeiten kennt, unter der wir heute schon leiden, wird die Riesenarbeit bewundern, die allein in der kritischen Durcharbeitung der Literatur liegt.

Das Buch ist größtenteils neu geschrieben und besonders in den ersten Vorlesungen ist eine Fülle von neuem sonst noch nicht veröffentlichtem Material mitgeteilt.

Der Erfolg, den die erste Auflage gehabt hat, Schule zu machen, aber nicht hinsichtlich irgendeiner bestimmten Lehrmeinung, sondern hinsichtlich der vorsichtig kritischen, nüchternen, exakten Denk- und Forschungsweise, dieser Erfolg möge auch der zweiten Auflage beschieden sein! Baur.

Bateson, W. Problems of Genetics. New Haven (U. S. A.), Yale University Press; London, Oxford University Press, 1913. pp. XII + 258, with text-figures and two coloured plates.

This book gives the substance of the Silliman Lectures delivered in Yale University by the author in 1907, but the lectures were re-written for publication, and many of the chapters have additional notes including new matter published up to late in the year 1912. The purpose of the

book is rather to discuss the wider, chiefly unsolved, problems of genetics than to present facts which are already known, and no reader of it can get even to the end of the introductory chapter without admitting, what is often insufficiently realized, that great as are the advances in our knowledge of genetics made in recent years, they carry us only a short way towards understanding the fundamental problems of evolution. There is a tendency at present, especially among those engaged in Mendelian research, to assume that the key has been found to all the questions which before 1900 appeared so perplexing, and it is refreshing to read, from the pen of one who has done more than any other to place the study of Mendelian inheritance on a firm basis, that "as to almost all the essential features, whether of cause or mode, by which specific diversity has become what we perceive it to be, we have to confess an ignorance nearly total" (p. 248); and "when the work [of investigating genetic behaviour] has been done on a scale so large as to provide generalisations, we may be in a position to declare whether specific difference is or is not a physiological reality" (p. 250). To some this critical attitude may appear discouraging, but when the reader finds that almost every page of the book is illustrated with a wealth of examples, most not very generally known, and that the problems are treated without personal bias, even when the criticism is destructive, he will probably begin to feel that he is being introduced into regions which are outside the ordinary scope of recent writing on genetics, and that there is no danger of the exhaustion, in the near future, of the Undiscovered.

The first chapter introduces the problem of specific diversity; it shows that the belief in the fixity of species only arose with Linnaeus, although his acceptance of it is doubtful, and then proceeds to point out that, contrary to the expectation of Darwin, systematists still adhere to the conception of specific definiteness. They do so, because in fact most species are definite, even in minute points, many example of which are given. But when several species, so differing, live together under identical conditions, the question arises, why do they differ? We cannot find that one is better suited to its environment than another, or that their differences are in any way adaptive, and we have to conclude "that *tolerance* has as much to do with diversity of species as the stringency of Selection". Again, some species are very constant; nearly allied species very variable, yet each seems equally well adapted to its surroundings. We are thus driven to suppose that variation and stability are rather an index of internal constitution than of the relations with the outer world.

The second and third chapters deal with meristic variation, and the phenomena of division. The difference between orderly and disorderly arrangement of parts is emphasized; examples are given of each and it is suggested that "germ-cells differ from somatic cells in the fact that their differentiations are outside the geometrical order which governs the differentiation of somatic cells". Under the heading of segmentation and symmetrical division the metaphor of waves is introduced, without, however, indicating to what kind of force the waves are due.

In the chapters on Substantive Variation and Mutation there is less which is outside current ideas on these subjects, but in the succeeding chapters on Variation in relation to locality and climate it is again manifest how inadequate is our present knowledge for dealing with the problems. Many examples are given, from both animals and plants, showing how in one case a species may be uniform in one area, uniform but distinct in

another, while in another case a species may be constant in one locality and variable in another. Intermediates or overlapping forms may exist in intermediate areas, but there is no evidence to show how the local forms diverged, nor, what the parent form was like. In some cases the differences between local races are due to Mendelian factors, but there is no evidence to show why a factor exists in one, and is absent from the other.

The chapters on Adaptation and the Causes of Variation emphasize our ignorance even more strongly. The evidence adduced for adaptation or mutation by the inheritance of acquired characters whether by direct influence of conditions on the germ or by somatic induction, is criticized in a way which some will regard as unduly severe. But the grounds of criticism are always given, and it is well to remember that an attitude of scepticism towards observations which have as yet no independent confirmation is much more likely to lead to knowledge than the uncritical acceptance of supposed facts which may be mistaken. The last chapter deals with interspecific sterility, and is in some ways disappointing. It gives a lucid exposition of the experimental results, and shows how little we know of the physiological basis of fertility or sterility, but no reference is made to the considerable body of facts which have been accumulated on the cytological side. These, of course, tell us little of the 'why' of sterility, but they do add considerably to our knowledge of how it is brought about. Taken as a whole, the book is one which every student of genetics should read carefully, not only to impress him with the limitations of our present knowledge, but because it indicates in every chapter lines on which advance may be made.

L. DONCASTER.

Castle, W. E., Coulter, J. M., Davenport, C. B., East, E. M., and Tower, W. L.

Heredity and Eugenics. A course of lectures summarizing recent advances in knowledge of variation, heredity, and evolution and its relation to plant, animal, and human improvement and welfare. University of Chicago Press, 1912. (London: Cambridge University Press.) Price 10 sh net.

The preface tells us that the lectures published together under the title 'Heredity and Eugenics' were given at Chicago in 1911, and were intended for a general university audience rather than for those trained in biology. The lectures are arranged as follows: (1) General Introduction, and (2) The physical basis of heredity from the cytological stand point, by Prof. COULTER; (3) The method of evolution, and (4) Heredity and Sex, by Prof. CASTLE; (5) Inheritance in the higher plants and (6) The application of biological principles to plant breeding, by Prof. EAST; (7) Modification of the germinal constitution by experimental processes, by Prof. TOWER; (8) Inheritance of physical and mental traits in man and (9) Geography of Man in relation to Eugenics, by Dr DAVENPORT.

All the lecturers have written their sections clearly, and the whole book is illustrated with admirable figures, so that the class of readers for whom it is intended will find in it a simple and in general easily comprehensible account of the present position of the problems dealt with. The cases chosen are in nearly all cases already well known, so that for the more serious student the book will provide a useful summary, but little that is really new. Many, however, will welcome the fresh presentation of some of the facts in a readily accessible form. In this respect Prof. TOWER's account of his experiments in the production of variation in *Chrysomelid*

beetles is especially valuable, but it is disappointing that he gives no adequate discussion of difficulties to which several critics have referred; for example, that of the absence of heterozygotes among his mutants in *Leptinotarsa*. The book as a whole has one serious defect, which arises from the fact that its chapters are popular lectures which have undergone little or no revision for publication. This defect is the very definite and dogmatic style in which problems still under dispute are treated. In a popular lecture such definiteness is almost unavoidable, but with a little revision, or by the addition of footnotes, the authors could easily have indicated which statements are still open to question, and which are recognised as established facts. All the writers err more or less in this respect, though the fault is more conspicuous in some chapters than in others. Any one untrained in the subject, after reading the chapter on Inheritance in Man, might be excused for supposing that nothing remains to be discovered about either sex-limited transmission or practical eugenics. In a book intended chiefly for non-scientific readers, some indication should be given of the distinction between proved facts and unproved inferences, however probable the latter may appear to the writer. Apart from this attitude of dogmatism, and from two or three slips which the reader will probably be able to correct for himself, the book is a useful summary of the present position of genetic study in several rather distinct fields.

L. DONCASTER.

Weismann, August. Vorträge über Deszendenztheorie. Dritte umgearbeitete Auflage. Jena 1913.

Weismanns Vorträge über Deszendenztheorie sind in dritter Auflage erschienen, und man kann mit Freude und Bewunderung konstatieren, daß der Autor nach wie vor bestrebt ist, seine Theorie an den bemerkenswerten Resultaten der neueren Forschungen zu prüfen und, wo es ihm notwendig erscheint, mit ihnen in Einklang zu bringen. Infolge der Berücksichtigung zahlreicher neuerer Arbeiten haben eine ganze Anzahl Kapitel wesentliche Erweiterungen gegenüber der früheren Ausgabe erfahren; außerdem ist ein völlig neues Kapitel (Kap. 22) eingeschoben worden, das sich mit den Forderungen und Resultaten der modernen Vererbungslehre beschäftigt. Diese Resultate im Zusammenhang mit den Ergebnissen der Chromosomenforschung sind es nun im besonderen, die Weismann zu einer Revision seiner Meinung über die Beschaffenheit der Ide veranlassen; früher nahm er an, daß jedes Id die Erbmasse für den ganzen Organismus enthält; jetzt hält er es, auf Grund der Mendelschen Spaltungsregeln, für wahrscheinlicher, daß im allgemeinen ein Id nur die Determinanten für einen Teil des Organismus enthält. Als Stütze für diese Annahme führt er den Nachweis von der Ungleichheit der Chromosomen (akzessorische Chromosomen, Chromosomenpaare usw.) an, die er ja schon früher mit den Iden identifiziert hat. Demnach unterscheidet er nun Vollide, die die gesamte, und Teilide, die nur einen Teil der Erbmasse enthalten; daß auch die ersteren existieren müssen, zeigen u. a. die Radiolarien, die Tausende von gleichartigen Chromosomen besitzen; nur ein einziges von diesen erhält aber jede ihrer Schwärm-sporen, aus der gleichwohl wieder der ganze Organismus hervorgeht. Die neue, erweiterte Definition des Id lautet demnach: eine selbständige, in sich geschlossene Determinantengruppe, die entweder die ganze Erbmasse der Art oder nur einen Teil davon in sich einschließt.

Weismann deutet auch auf die Schwierigkeiten hin, die gerade die neuere Vererbungswissenschaft dieser Auffassung bereiten kann; eine solche

Schwierigkeit wäre z. B., wenn bei einem Organismus die Zahl der unabhängig mendelnden Merkmale größer wäre als die Anzahl seiner Chromosomen; doch ist bisher ein solcher Fall nicht bekannt geworden. Eine andere Schwierigkeit liegt darin, daß mehrere Merkmale ein und desselben Teiles eines Organismus, z. B. Form und Farbe, unabhängig voneinander mendeln; sie können also nicht in einem Chromosom liegen, während nach Weismanns Vorstellung jedes Teilid sämtliche Determinanten für einen bestimmten Zellkomplex in sich schließen soll. Als mögliche Erklärung dieses Widerspruches führt er eine Theorie von Cannon an, der einen Austausch von Determinanten zwischen homologen Chromosomen annimmt.

Abgesehen von diesen kleinen Modifikationen erscheint auch in der neuen Auflage Weismanns Theorie in der gleichen durchgearbeiteten Geschlossenheit, die man von jeher an ihr bewundert hat.

O. Kuttner (Halle)

Correns-Goldschmidt. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts.
 Berlin (Gebr. Borntraeger) 1913. S. 149. I. Correns, C. Experimentelle Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts.

The strides which have been made in recent years toward a satisfactory understanding of the heredity and determination of sex, have been made independently in two different fields, namely, in experimental breeding and cytology. The general agreement of the results found by investigators in these two fields is a matter of great satisfaction, and leads convincingly to the view that although much remains to be done, we are at least on the right way to the solution of these difficult problems.

In this pair of lectures CORRENS presents the evidence and conclusions derived from experimental breeding and GOLDSCHMIDT from cytology. I limit myself here to the lecture of DR. CORRENS. The author is exceptionally qualified because of his own extensive experience with the problems of sex-inheritance. The prominence given to sexually intermediate forms such as the andro-monoecious, gyno-monoecious and tri-oecious plants, gives his presentation a character which would be expected from no other writer. The consideration of these forms in relation to other experiments in the inheritance of sex is a service which will be much appreciated. The author's conclusions are briefly that not only does every individual, whether male or female, possess all the potentialities of both sexes, but that every germcell, either egg or sperm, likewise carries the fundamental qualities of both the male and the female; that the determination of sex depends upon the suppression of the one or the other of these two alternative sex-states, through the action of an additional factor, a sex-determiner, which either inhibits the one set of sex-characters, or stimulates the other. He also holds that every germcell carries with it from the beginning a definite sex-tendency owing to the presence or absence of one of these sex-determiners, but that the relative values of the two "tendencies" which are brought together at the time of fertilization, actually decides what shall be the sex of the new organism produced by their union; and finally that generally if not always in dioecious species, one of the sexes is homogametic, the other heterogametic. The author accepts as of little or no value for the solution of the sex-problems the study of natural parthenogenesis (or apogamy) because the parthenogenetic eggs have undergone no reduction-division and consequently contain the determiners introduced by both the egg and the sperm at the time of the last antecedent fertilization. Artificial parthenogenesis of reduced

eggs would give important indications, but these unfortunately have not been developed to a point where the sex can be determined. Reported cases of apparently epigamic modifications of sex he considers inconclusive, and holds that departures from the theoretical ratio 1:1 have no bearing upon the determination of sex. Such deviations in the sex-ratios are probably in the majority of cases at least due to secondary causes acting before fertilization or after fertilization, to eliminate a proportionally larger number, respectively of germcells or of individuals having the one sex, than of those having the other sex; they do not indicate a change in the sex of any germcell or of any individual.

Having arrived at these conclusions, he takes up in the second part of his lecture the relation of the inheritance of sex to the inheritance of Mendelian unit-characters, as shown in (a) crosses between hermaphroditic (monoecious) forms and nearly related dioecious forms, and (b) sex-limited characters. The author answers a number of objections which have been raised by various writers regarding the validity of his conclusions from crosses between *Bryonia alba* and *B. dioica*. The reviewer does not doubt the correctness of the author's conclusion that the male of *B. dioica* is heterogametic and the female homogametic, but still believes that the fact that this is a species-cross tends to weaken such a conclusion, not, as the author here assumes because inheritance in species-crosses may be supposed to be fundamentally different from that between more nearly related forms, but because the near incompatibility of the two species favors the thought that whole categories of eggs or of sperms may have failed to function. For instance we might assume that the eggs of *B. dioica* as well as the sperms are of two types, but that only one of these types is capable of fertilization by the sperms of *B. alba*. The results would then be exactly those observed. The assumption of a separate determiner for the arrangement of the sex-organs, *i. e.*, for monoeciousness or dioeciousness, is unnecessary and unwarranted by the observed facts. The dominance of the female character of *B. dioica* over the monoecious character of *B. alba* is all that it is necessary to assume to explain the occurrence of females alone in the cross *B. dioica* \times *alba*. The only proper ground for the assumption of a determiner for the distribution of the sex-organs must be found in the recombinations in F_2 , but this, owing to the unfortunate fact that the F_1 hybrids are sterile, is impossible of attainment.

The classical case of the currant-worm is chosen as the example of sex-limited inheritance. After giving a clear exposition, using the well known formulae based on the assumption that the female is Ff and the male ff, he develops two other formulations, one proposed by GOLDSCHMIDT in which the female is FFMm and the male FFMM, and the other with the stated purpose of bringing the case into accord with the presence-and-absence hypothesis, the female being $\widehat{FA}A$ the male simply A^1A the A being the unit for some other character with which the F is assumed to be coupled. This last mentioned rather round about method is not necessary to bring the case into harmony with presence-and-absence. This can be much more simply done *by definition* with the use of one of the other formulae. No formulation can meet the facts in the case without assuming some sort of allelomorphism of determiners, and nothing is gained by the assumption that the sex-genes are coupled with other genes which are themselves allelomorphic to each other. The difficulty recognized by the author in assuming the coupling of the *grossulariata*-gene, G, with the *absence* (f) of the sex-gene F, wholly disappears if instead of "coupling"

we use the obviously appropriate reciprocal term "repulsion". F and G are allelomorphic to each other, and to make them accord with presence-and-absence it is necessary only to stipulate that F implies not only the presence of femaleness but also the absence of the *grossulariata*-character, G, and vice versa. The reviewer has on several occasions pointed out the availability of different formulae for any given set of genetic facts; aside from illustrating this point these several formulations for *Abraxas* are of no value. Of the first two formulae given above, there is no advantage of the one over the other except that the first, having fewer symbols, is by that much the simpler. There is yet another possible formulation which would be quite as satisfactory as either of these, but which was not mentioned, namely, with F and M assumed to be allelomorphic to each other and G coupled with M. The *grossulariata* female will then have the formula \widehat{FMG} and the male \widehat{MGM} .

In conclusion the author briefly considers the possibility of determining the sex in man at will, pointing out that the only feasible method would be to find some means of destroying one class of germcells in the heterogametic sex (probably the male) without injuring the other class. Such a method he holds to be as impossible practically as it is impossible theoretically to square the circle or to attain perpetual motion. G. H. SHULL.

Correns-Goldschmidt. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Borntraeger 1913.

II. Goldschmidt, R. Cytologische Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes.

Goldschmidts Aufgabe in dem Doppelvortrage, dessen erweiterte Fassung das vorliegende Buch bildet, war das Referat über die zytologische-morphologische Seite des Problems der geschlechtsbestimmenden Ursachen, und er benützt zunächst die Gelegenheit, vor einer Unterschätzung der morphologischen Forschung zu warnen. Es ist merkwürdig, wie häufig man einer solchen begegnet, wo doch jeder Einsichtige weiß, daß physiologische und morphologische Forschung einander stets nötig haben werden zur Vertiefung ihrer Probleme. — Da der Vortrag für einen größeren Leserkreis bestimmt ist, so behandelt der Verfasser zuerst die Grundlagen unserer heutigen Anschauungen über die Bedeutung der Chromosomen, hauptsächlich aber geht er natürlich auf die Geschlechtschromosomen ein. Das was wir über diese wissen, ist in der letzten Zeit mehrfach zusammengefaßt worden, nicht nur in den bekannten Vererbungsbüchern, sondern auch in speziellen Abhandlungen, und so ist es selbstverständlich, daß Goldschmidt darüber nichts wesentlich neues bringen konnte. Zu erwähnen ist nur, daß auch er es für unwahrscheinlich hält, daß bei den Seeigeln das weibliche Geschlecht zwei ungleiche, das männliche Geschlecht aber zwei gleiche Geschlechtschromosomen enthält (also: ♀ = xy und ♂ = xx), während es doch sonst immer umgekehrt ist (♀ = xx und ♂ = xy). Aus einer Untersuchung seines Schülers Seiler aber entnimmt Goldschmidt, daß dieser Geschlechtschromosomentypus tatsächlich doch vorkommt, und zwar bei Schmetterlingen, wo man das nach den Ergebnissen der experimentellen Forschung schon vermutet hatte. Besonderen Wert legt Goldschmidt darauf, die Ergebnisse der zytologischen Untersuchung mit jenen der experimentellen in Einklang zu bringen; die Schwierigkeiten, auf die man dabei stößt und die schon öfters hervorgehoben wurden, umgeht der Verfasser durch eine Formulierung, zu welcher ihn die Analyse von Fällen

geschlechtsbegrenzter Vererbung führte. Danach hat man nicht ein Faktorenpaar für das Geschlecht anzunehmen, sondern zwei, nämlich 1. männlich (= M) und nicht-männlich (= m) und 2. weiblich (= F) und nicht-weiblich (= f). Bei denjenigen Tieren, bei welchen die Weibchen eine Sorte, die Männchen aber zwei Sorten von Keimzellen liefern, die Männchen also das „heterogametische“ Geschlecht bilden, ist der Faktor M in beiden Geschlechtern doppelt vorhanden, und zwar in einem gewöhnlichen Chromosom lokalisiert, während der Faktor F nur im weiblichen Geschlecht doppelt, im männlichen aber einfach vertreten, und in beiden Geschlechtern im x-Chromosom enthalten ist. Es muß zu dieser Formulierung aber noch die Hilfsannahme hinzugefügt werden, daß die Faktoren für Männlichkeit nicht zur Geltung kommen, wenn zwei F (oder x-Chromosomen) vorhanden sind, sondern nur dann, wenn F (oder x-Chromosom) nur einmal vertreten ist. Wo umgekehrt das weibliche Geschlecht das heterogametische ist, müßte die Formel lauten: ♀ = FFMm und ♂ = FFMM, wobei nun MM über FF überwiegt und FF nur dann zur Geltung kommt, wenn M bloß einmal vertreten ist. Dieselbe Hypothese ist auch schon von anderer Seite aufgestellt worden, und ich habe sie auch in meiner letztjährigen Zusammenfassung über das gleiche Thema verwendet, allerdings von andern Gründen ausgehend und in einer etwas anderen Formulierung. Jedenfalls aber hat Goldschmidt recht, wenn er jetzt der Ansicht ist, daß die Interpretation der Geschlechtsbestimmung als ein Fall von mendelistischer Vererbung und die Chromosomentatsachen sich wohl vereinen lassen. Mit diesem Resultat aber ist, wie ich seinerzeit auch schon betonte, das Problem der Geschlechtsbestimmung noch nicht gelöst. Die Geschlechtschromosomen sind, wie Goldschmidt sagt, nur der Mechanismus, welcher die normale Geschlechtsvererbung regelt; dieser Mechanismus wird aber in verschiedener Weise in Gang gesetzt durch „übergeordnete Faktoren“ (vergleiche Daphniden und Aphiden); leider sind bis jetzt nur verhältnismäßig wenige zytologische Tatsachen bekannt, die in diesem Zusammenhange möglicherweise von Bedeutung sind. Goldschmidt glaubt, daß für diese abweichenden Fälle von Vererbung des Geschlechts ebenso wie für die so häufig vorkommende Ungleichheit in der Zahl beider Geschlechter die chemische Physiologie und die Serologie herangezogen werden müssen. Etwas kurz geht der Verfasser über die Beziehungen hinweg, welche zwischen den zytologischen Erscheinungen bei der Parthenogenese und der Geschlechtsbestimmung bestehen; doch läßt sich darüber zurzeit auch wohl nichts neues sagen. — Ein paar Worte seien noch über die allgemeinen Schlußbemerkungen von Goldschmidt hinzugefügt: er meint darin, daß die Erbanlagen der Eigenschaften „vielleicht vorzugsweise oder ganz im Plasma“ liegen, und daß die Chromosomen nur die Hormone übertragen, welche zur normalen Ausbildung der durchs Plasma vererbten Eigenschaften nötig sind. Ähnliche Ansichten liest man häufiger, und sie sind wohl alle dem berechtigten Wunsche entsprungen, an Stelle einer morphologischen Betrachtung des Vererbungsproblems eine mehr physiologische zu setzen. Dazu ist aber zu bemerken, daß eine solche gar nicht ausgeschlossen ist, auch wenn man die Chromosomen als alleinige Vererbungsträger ansieht. Und ferner, wenn die Hormone, die nach Goldschmidt in den Chromosomen zu suchen sind, die Ausbildung der vererbten Eigenschaften bedingen, so sind eben die Hormone die spezifischen Entwicklungsursachen der vererbten Eigenschaften, also die Erbanlagen, und die Chromosomen sind die Träger dieser letzteren. Daß das Plasma für die Funktion der „Hormone“ oder der Erbanlagen nicht bedeutungslos ist, wird niemand bezweifeln.

W. Schleip.

Pearl, R., and Parshley, H. M. Data on Sex-determination in Cattle. Biological Bulletin, 1913. 24, p. 205—225.

The authors review earlier work on the question whether there is a difference in the sex-ratio in cows served by the bull early and late in the oestrous period. They have collected from breeders records of 480 births in cattle, in which the time of service was classed as (1) 'early in heat', (2) 'middle of heat', or (3) 'late in heat'. The numbers of births were in class (1) 248, with 123 ♂, 125 ♀; in class (2) 125, with 67 ♂, 58 ♀, and in class (3) 107, with 65 ♂, 42 ♀. In the cases served early in heat there were therefore 98.4 ♂:100 ♀, in the middle of heat 115.5 ♂:100 ♀, and in late heat 154.8 ♂:100 ♀. They show that these differences are much too great to be ascribed to chance, and conclude that "as the time of coitus approaches the end of the oestrous period there is a progressive increase in the proportion of male young born". The modifications of the sex-ratio cannot be attributed to age differences, or any other known factor. They suggest that the excess of males from cows served late in heat is due to staleness of the ova. This can be correlated with current views on sex-determination by an "X-chromosome" by supposing that such a female-producing chromosome acts as an inhibitor of maleness, and that its effects may be weakened as the ovum becomes "stale". L. DONCASTER.

Correns, C. Sordago, eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit. Verh. 84. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Münster 1912. S. 250—252.

Verf. beschreibt eine in seinen reinen Linien von *Mirabilis jalapa* aufgetretene Blattkrankheit, die sich darin äußert, daß Blätter und Hüllkelche auf der Oberseite hellbraun gesprenkelt und dadurch schmutzig (sordida) aussehen. (Daher nennt er sie Sordago.) Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß es sich um eine Erkrankung der Palisadenzellen handelt, die schließlich zu ihrem Absterben führt, wobei die darüber gelegenen Epidermiszellen in Mitleidenschaft gezogen werden. Es bilden sich dadurch kleine Einsenkungen an den abgestorbenen Stellen. Ein Erreger konnte nicht gefunden werden.

Diese Erkrankung nun vererbt sich nach den Mendelschen Gesetzen, und zwar als monohybride Spaltung, wobei die Krankheit rezessiv ist, so vollkommen rezessiv, daß die heterozygotkranken Pflanzen nur durch die Nachkommenschaft von den gesunden zu unterscheiden sind. Im Sinne der Presence-Absence-Theorie müßten wir uns demnach vorstellen, daß die Krankheit durch das Fehlen eines Stoffes zustande kommt, der in den gesunden Pflanzen vorhanden ist. G. v. Ubisch.

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin

W 35 Schöneberger Ufer 12 a

Soeben erschien:

Gruppenweise Artbildung

unter spezieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera* von Dr. **Hugo de Vries**, Professor der Botanik in Amsterdam. Mit 121 Textabbildungen und 22 farbigen Tafeln. Geh. 22 M., geb. 24 M.

$\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$

Arten und Varietäten

und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von **Hugo de Vries**. Ins Deutsche übertragen von Prof. Dr. H. Klebahn. Mit 53 Textabbildungen. Geh. 16 M. Geb. 18 M.

Die Mutationen in der Erblehre.

Vortrag, gehalten bei der Eröffnung der von William M. Rice gegründeten Universität zu Houston in Texas von Dr. **Hugo de Vries**, Professor der Botanik an der Universität in Amsterdam. Geh. 1 M. 60 Pf.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

Inhaltsverzeichnis von Heft 3 Bd. 11.

Abhandlungen

	Seite
Hagedorn, A. F. and Hagedorn, A. C. Studies on variation and selection	145—183
Leclercq, P. V. Notiz über den Begriff der Kryptomorphie . . .	183—191
Vollert, P. Versuche über Selektion und Vererbung bei vegetativer Vermehrung von <i>Abutilon striatum</i> L.	192—199

Referate

Bateson, W. Mendel's Principles of Heredity as Impressed (Baur) . .	200
—, Problems of Genetics. (Doncaster)	200
Castle, W. L., Coulter, J. M., Davenport, C. B., East, L. M., and Fewer, W. L. Heredity and Eugenics. (Doncaster)	202
Correns, C. Sordagen, eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattfrankheit. (v. Uebisch)	208
Correns, Goldschmidt. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. I. Correns, C. Experimentell. Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. (Sall)	204
II. Goldschmidt. Karyologische Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. (Schlepp)	206
Johannsen, W. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Mit Grund- zügen der biologischen Variationsstatistik. (Baur)	200
Pearl, R., and Parshley, H. M. Data on Sex-determination in Cattle. (Doncaster)	208
Wassermann, August. Vorträge über Deszendenztheorie. (Katter) . .	203

Neue Literatur	(11)—(47)
--------------------------	-----------

BAND 11 HEFT 4

(*Schlussheft.*)

MÄRZ 1914

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), C. CORRENS (MÜNSTER), V. HAECKER (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), R. V. WETTSTEIN (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN).

BERLIN

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a

1914

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

TABULAE BOTANICAE

unter Mitwirkung von

A. F. Blakeslee (Storrs, Conn., U. S. A.), A. Guilliermond (Lyon)

redigiert von

Professor Dr. E. Baur (Berlin) und Professor Dr. E. Jahn (Berlin)

Erschienen sind

- Tafel IV. Myxobacteriae.** Entwicklung von Polyangium fascium. Von E. Baur in Berlin. Subskriptionspreis: 2 M., Einzelpreis: 2 M.
- „ **2. Myxobacteriae.** Chlamydomyces. Myxococcus. Von E. Baur in Berlin. Subskriptionspreis: 2 M., Einzelpreis: 2 M.
- „ **5. Acrasiae.** Entwicklung von Dictyosphaeria mucoroides. Von E. Jahn in Berlin. Subskriptionspreis: 1 M., Einzelpreis: 1 M. 50 Pf.
- „ **6. Myxomycetes.** Plasmodium und Fruchtkörper von Leocarpus. Trichia. Dictyoma. Von E. Jahn in Berlin. Subskriptionspreis: 2 M., Einzelpreis: 2 M.
- „ **5. Spaltöffnung von Trioseanthemum.** Von E. Baur in Berlin. Subskriptionspreis: 1 M., Einzelpreis: 1 M. 50 Pf.
- „ **6. Mucorineae I.** Bildung der Zygosporen aus + - und - Mycelien von Mucor rufocinctus. Von A. F. Blakeslee in Storrs, Conn. Subskriptionspreis: 1 M., Einzelpreis: 2 M. 50 Pf.
- „ **7. Mucorineae II.** Mucor. Rhizopus. Von A. F. Blakeslee in Storrs, Conn. Subskriptionspreis: 1 M., Einzelpreis: 1 M. 50 Pf.
- „ **8. Ustilagineae I.** Ustilago. Tragopogon. Keimung der Blattsporen und Bildung der Spindillen. Von P. Claußen in Berlin. Subskriptionspreis: 1 M., Einzelpreis: 1 M.
- „ **9. Volvocaceae.** Eudorina elegans. Von P. Claußen in Berlin. Subskriptionspreis: 12 M., Einzelpreis: 1 M.
- „ **10. Phaeophyceae I.** Ectocarpus siliculosus. Habitus und Sporangien. Von P. Kueckuck in Helgoland. Subskriptionspreis: 12 M., Einzelpreis: 1 M.
- „ **11. Phaeophyceae II.** Ectocarpus siliculosus. Schwärmosporen. Betrachtung Entwicklung der Keimblätter. Von P. Kueckuck in Helgoland. Subskriptionspreis: 2 M., Einzelpreis: 1 M.
- „ **12. Rhodophyceae.** Semellina multifidum. Von J. J. Wolfe in Durham (N. C., U. S. A.). Subskriptionspreis: 12 M., Einzelpreis: 1 M.
- „ **13. Chlorophyceae.** Planctonformen des Süßwassers. Pedastrum. Scenedesmus. Von E. Jahn in Berlin. Subskriptionspreis: 8 M., Einzelpreis: 1 M.
- „ **14. Bacillariaceae.** Planktondiatomeen des Süßwassers. Asterionella. Fragilaria. Tabellaria. Von E. Jahn in Berlin. Subskriptionspreis: 8 M., Einzelpreis: 1 M.
- „ **15. Phaeophyceae.** Ectocarpus siliculosus. I. Habitus, Anatomie, Keimungsstadien. Von M. Nordhausen in Kiel. Subskriptionspreis: 10 M., Einzelpreis: 2 M.
- „ **16. Phaeophyceae.** Ectocarpus siliculosus. II. Sexualorgane. Von M. Nordhausen in Kiel. Subskriptionspreis: 10 M., Einzelpreis: 2 M.
- „ **17. Ascomycetes.** Die Hauptformen der Heleum Saccharomyces. Schizosaccharomyces. Saccharomyces. Von A. Guilliermond in Lyon. Unter der Presse.

== In Vorbereitung sind Tafeln über Laubmoose und Flechten. ==

Die Tafeln, in Farbendruck ausgeführt, sind besonders groß (100, 150 cm). Es sollen namentlich die niederen Pflanzen berücksichtigt werden. In Bearbeitung der Tafeln erfolgt durch Spezialforscher, denen nötigenfalls ein Zeichner zur Seite steht. Erklärungen in ihren Sprachen werden beigegeben.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Breeding experiments which show that hybridisation and mutation are independent phenomena.

By **R. R. Gates**, Ph. D., F. L. S.
University of London.

(Eingegangen: 30. September 1913.)

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Contents.

	page
I. Introduction	209
II. Description	212
<i>O. grandiflora</i> \times <i>O. mut. rubricalyx</i> , and its reciprocal	212
A. Methods	212
B. The ancestors of the crosses	213
C. Collateral experiments	224
C. 1. The parent types, <i>O. grandiflora</i> and <i>O. rubricalyx</i>	227
D. <i>O. grandiflora</i> \times <i>O. mut. rubricalyx</i> , and its reciprocal. F_1	228
E. 1. <i>O. grandiflora</i> \times <i>O. mut. rubricalyx</i> , and its reciprocal. F_2	234
E. 2. Inheritance of the <i>rubricalyx</i> character, <i>R</i>	238
E. 3. The variability of the <i>rubricalyx</i> character, <i>R</i>	244
F. Inheritance of the recessive unit-character, <i>r</i>	246
G. Other bud characters	249
H. Foliage characters	253
I. Inheritance of time of flowering	256
J. Double reciprocal crosses	261
K. The occurrence of mutations	264
III. Discussion	268
IV. Summary and Conclusions	272
V. Bibliography	277
VI. Explanation of plates	278

I. Introduction.

In the following paper I shall describe the results of crosses between certain *Oenotheras* which differ from each other in a great number of characters and which may therefore be regarded as equivalent to interspecific crosses. Incidentally I shall show that the mutations,

which appear also in these crosses, are not the result of the recombination or blending of characters in the hybrids, but are independent phenomena having a different cause. Mendelians have been particularly prone to claim that the mutation phenomena in *Oenothera Lamarckiana* are merely an example of complex Mendelian splitting with various suggested complications. But this claim has almost invariably been made without any direct evidence in its support.

Notwithstanding the large amount of work which has been devoted to the *Oenotheras* since the original investigations of DE VRIES, we have been without an adequate theory or explanation of the process of mutation. With the accumulation of cytological facts, however, it has become increasingly evident that the behaviour of the chromosomes must be included in any attempted explanation. It is now not too much to say that the cytological investigations begun by myself in 1905 and since taken up also by a number of others, have furnished a key to an explanation of the nature of the mutation behaviour in these forms. The cytological evidence shows that germinal changes may and do occur which are independent of all the laws of hybrid combination and hybrid splitting. This generalization is of more fundamental significance than might at first appear; for it shows that mutation in *Oenothera* is a process *sui generis*, and that no amount of hybrid combination and splitting, Mendelian or otherwise, is sufficient to account for it.

At the present moment we are not concerned with the value of mutation as a general factor in evolution. This paper is concerned only with the nature of the mutation process as observed in *Oenothera*, in comparison with the hybridization results.

The pre-mutation hypothesis of DE VRIES was a purely formal attempt, in the absence of definite evidence, to picture the process by which new forms might suddenly arise through germinal changes. That hypothesis, together with the equally formal Mendelian suggestions, is now superseded by the definite facts derived from combined cytological and breeding investigations. Instead of vague and formal hypotheses we can now deal with concrete facts.

Any theory of the mutation process must explain the following phenomena: (1) The sporadic and repeated appearance of the same mutant types from a variety of parents, including *O. Lamarckiana* and various of its mutants. (2) The sporadic appearance of individuals in crosses between species and mutants, in which the mutant characters are combined with characters derived directly from the parents

of the cross. (3) The changes in nuclear structure which occur in some of these mutants. (4) The appearance of parallel series of mutations, analogous to but not entirely agreeing with the de Vriesian forms, in other races and species of *Oenothera*. These parallel mutations have been independently shown to exist in a Swedish race of *O. Lamarckiana* by HERIBERT-NILSSON (1912), and in different races of *O. biennis* by STOMPS (1912) and myself (1912 a).

The Mendelian hypothesis totally fails to explain these four categories of facts, and the cytological behaviour in particular furnishes the proof that the mutation process is directly contrary to any process of Mendelian splitting. Yet we have been asked by many Mendelians to suppose that all new characters find their origin merely through the loss and recombination of unit characters. The fact that mutations occur in pure lines of self-pollinated plants, as JOHANNSEN (1908) has shown, for example, in beans; and that similar phenomena involving a more or less sudden germinal change occur even in bacteria (for the literature see DOBELL, 1913) in which sexuality is absent, in itself shows that germinal changes do occur which are entirely different in kind from the Mendelian shuffling of characters. But I shall show further that, even in forms that have been cross-bred, some of the mutations at any rate owe their origin to a cause which is independent of the mere mingling of characters in hybrids. We must, therefore, recognize that the combination and sorting of characters which already exist is one problem, and the *origin* of those characters, whether it be sudden or gradual, is another. These two problems must be kept in separate categories, for Mendelians misinterpret the facts and confuse the issue when they assert that the latter are in any way included in the former. Any clear view of the facts now known must lead to the conclusion that the *origin* of new characters is one question, and their hereditary behaviour *after* they have originated, is another.

The assertion has not infrequently been made, that all germinal changes are due to the loss of characters, an assertion leading to the grotesque view that all evolution, "from Amoeba to man", has taken place through the successive "loss of unit-characters". But this view seems now to be largely given up, and the various types of sudden germinal change which are now known so obviously contradict such a position that it is not necessary to labour the point here.

Another matter on which this paper furnishes some definite evidence is with regard to the nature of a unit-character. Are unit characters the indestructible, unmodifiable and undecomposable entities

which Mendelians assume? A fallacy frequently indulged in by Mendelian writers is the notion that because various types occur in the offspring of an individual, therefore these were represented in that individual by separate and independent units or factors derived from its parents. The relation of this fallacy to the facts regarding the origin of mutants and the nature of their variability will be apparent later in this paper.

So far as I am aware, no thoroughgoing Mendelian has ever assumed that the supposed "factors" are ever capable of being distintegrated or modified under any circumstances.

Finally, by comparing the origin of a new unit character in *Oenothera* with its subsequent hereditary behaviour, we shall have thrown into clear relief the difference between a germinal change and the behaviour of the new character after it has appeared.

II. Description.

O. grandiflora \times *O. mut.*⁽¹⁾ *rubricalyx*⁽²⁾ and its reciprocal.

In 1910 I made the cross *grandiflora* \times *rubricalyx*, the reciprocal cross, *rubricalyx* \times *grandiflora*, having been made in the previous year. The F_1 from both these crosses was grown in 1911 at the Missouri Botanical Garden, to whose former Director, Prof. WM. TRELEASE I am indebted for facilities. In 1912 the F_2 of both crosses was grown at the John Innes Horticultural Institution, Merton, Surrey, to whose Director, Prof. WM. BATESON, F. R. S., I am much indebted for the care with which the plants were handled at every stage so as to prevent the possibility of any mistake.

A. Methods.

As is well known, the *Oenotheras*, which are normally biennial, can be made to develop in one year by starting them in the greenhouse. My practice has been to sow the seeds in seed pans in January, have the seedlings transplanted into flats after about ten weeks, and plant them out-of-doors about the middle of May. With this treatment, in the English climate practically all of the plants will pass out of the

(1) In adding the abbreviation *mut.* I am following the usage suggested by me in a previous paper (GATES, 1913a, p. 10). In the body of this paper, however, I shall for convenience drop all designations except the one distinctive name of the form, whether species, variety or mutant.

(2) In all crosses the seed parent is written first and the pollen parent last.

rosette stage and come into bloom during the summer. Thus my F_2 plants all bloomed last summer; but many of the F_1 plants grown in the hot climate of St. Louis remained rosettes.

The F_1 plants showed a remarkable uniformity of type, as will be explained later, but the F_2 presented an equally great diversity. In dealing with the F_2 cultures, the greatest care was exercised in all stages, to prevent unconscious selection of the seedlings. The seeds were sown on January 12th, 1912, and the pricking out was not begun until about two months later. In pricking out, every reasonable precaution was taken to prevent unconscious selection, the process always beginning at one side of the seed pan, and all the seedlings, both large and small, being taken as they came. When the numbers in a culture were not excessive, all the seedlings were pricked out, the seed pan being kept for further possible germinations. When such germinations occurred the fresh seedlings were pricked out afterwards. In certain cases where the number of seedlings in a pan was very large, some were left at one side of the pan. The necessity for these precautions to prevent selection on account of a possible differential germination rate or other cause, will be clear later, when it is shown that in different cultures the proportions of certain types were significantly different from each other, *i. e.*, they varied from family to family.

In most cases the germination was nearly or entirely completed before the pricking out began. This was not always the case, however, for sometimes germination continues for three months after the seeds are sown. The rate of germination probably depends to a large extent upon the degree of maturity of the seeds when harvested, but germinations are often erratic and impossible to predict. I wish to emphasize the fact that every precaution has been adopted to prevent any unconscious selection, and I am assured that the results are as free from any such source of error as they can be made. I am indebted to Mr. E. J. ALLARD for his care in taking several of the photographs which illustrate this paper.

B. The ancestors of the crosses.

We will consider first the parents of the cross *grandiflora* \times *rubricalyx*. My cultures of *O. grandiflora* SOLANDER were derived from seeds obtained in 1909 from Prof. S. M. TRACY, who obtained them from plants derived from seeds collected by him in the original locality at Dixie Landing, Alabama. The species apparently survives only in this

locality where it was first discovered by BARTRAM about 1773, although as I have shown elsewhere (GATES 1911 a), it originally extended eastward to Virginia and Carolina, and the first introduction of it, or a closely related form, into Europe must have occurred from the latter region at least as early as 1714, (BARRELIER's *Plantae per Galliam, Hisp. et Ital. observatae*).

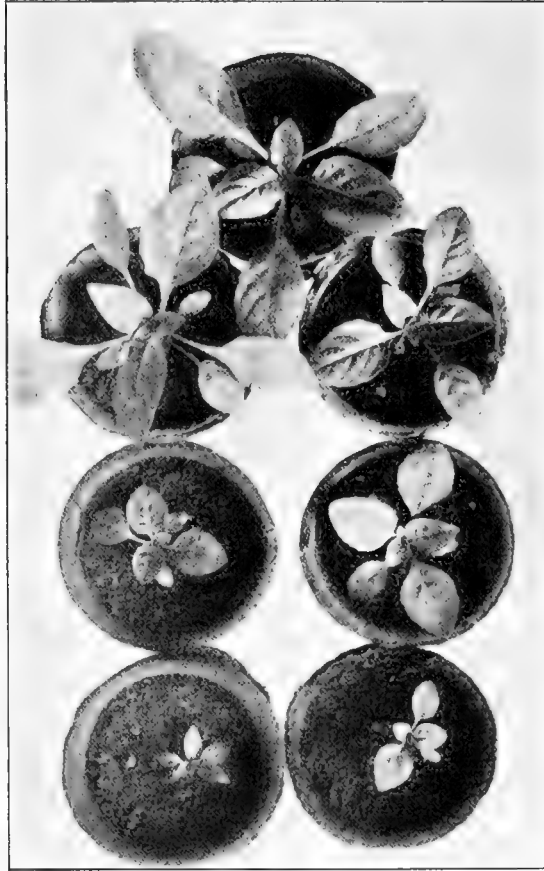


Fig. 1. Seedlings of *O. grandiflora*.

From these Alabama seeds I grew in 1910 a culture of fifty-five plants which proved to be very uniform. A detailed description of the characters of the species has been given by Miss VAIL (1907), and I have pointed out its many features of contrast with the *Lamarckiana* series of forms (GATES 1909).

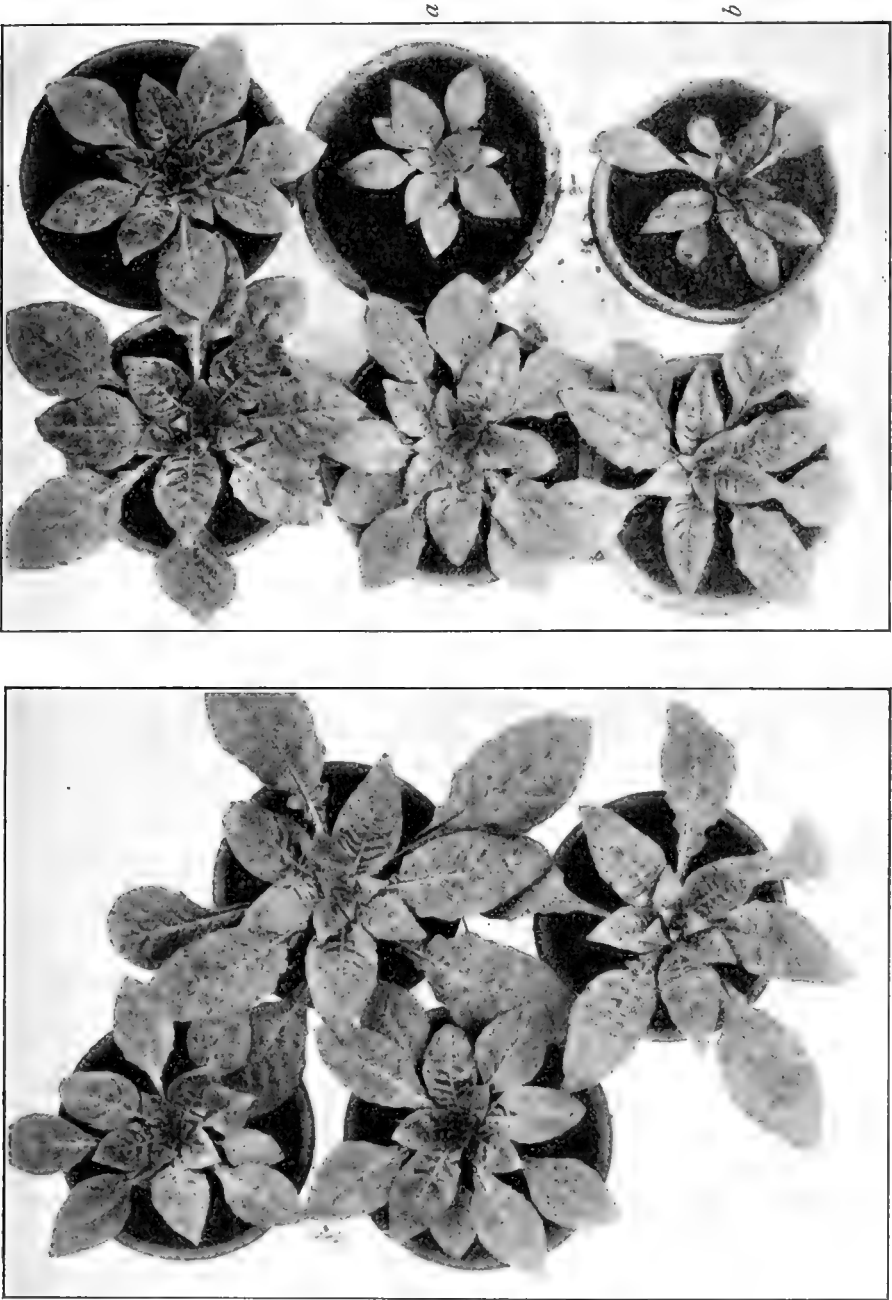


Fig. 2. Young rosettes of *O. grandiflora* from Alabama.

In fig. 1 is shown a group of seedlings of *grandiflora* of varying age as they appeared in my cultures from seeds sown in September 1909. In fig. 2 appears a later stage in rosette development, the two smaller ones showing certain marked differences from the type. It will be observed that indistinct (pale red) blotches appear on the older rosettes. There is obviously a considerable range of variability in these plants, but all of them which fully developed belonged to one well-marked type. Under certain conditions of culture the rosette shown in fig. 2 is followed by a stage in which a new and very characteristic type of leaf with deep basal lobes appears (see GATES 1913a, Pl. IV, figs. 46, 47), but this is always suppressed in all forms of *O. grandiflora* and their hybrids, when grown as annuals.

When set out-of-doors a stem very soon shoots up and the rosette disappears. The plants soon come into flower, and the result is an adult plant having, in the climate of St. Louis, Mo., the appearance of fig. 3. The plants were tall but with slender stems, and the lowermost branches were some distance above the ground, giving the plant, which frequently develops small secondary branches, a bushy aspect. Last year I grew in the English climate a culture of two hundred and twenty-one plants from the same source and found several striking changes in their developmental physiology. As usual, they formed a rather evanescent rosette and began stem formation long before the other *Oenothera* races, but though they developed luxuriantly in a vegetative way they failed entirely to produce flowers, only two plants bearing a few buds and flowers at the end of the season. In this behaviour they agreed with a race of *O. Tracyi* BARTLETT from the same climate — Birmingham, Alabama. Some of the plants branched from the base, giving the appearance shown in fig. 4. I should mention that this culture produced one dwarf, presumably a mutation. This plant was unbranched and only two feet high, but otherwise resembled *grandiflora*.

Fig. 5 is a row of buds from my 1911 culture of *grandiflora*, two-thirds natural size, showing their smooth, rounded, slender character as contrasted with those of *rubricalyx* (fig. 9), and the range of the red colour pattern on their sepals.

The main distinctive features of *grandiflora* may be summarized as follows (cf. table I): The leaves are thin and light green, the rosette leaves bearing characteristic red blotches. The rosettes are evanescent, the plants "early" in development, the stem-leaves always pointed at both ends. This shows particularly well in fig. 4. The bud characters

ne

ri)

N
rica
o set

s)

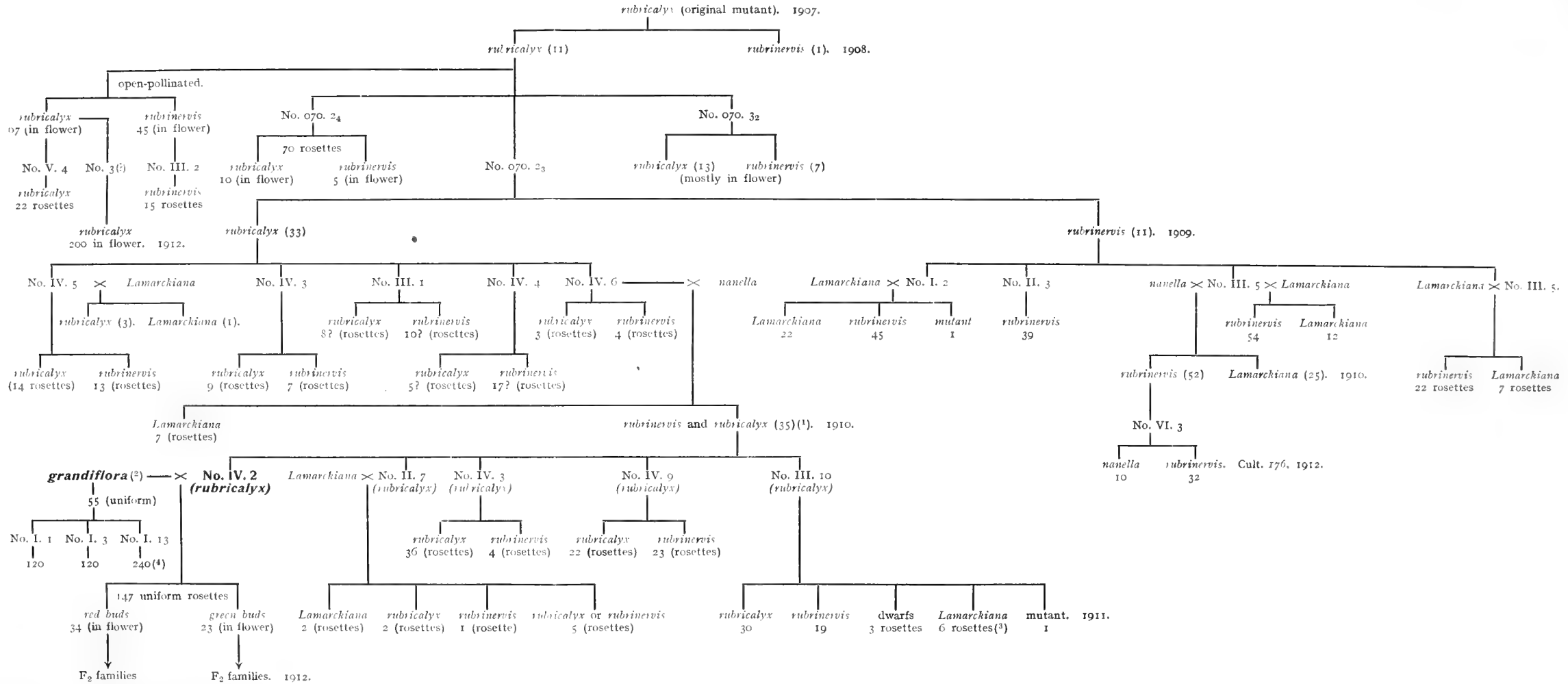
1
22

ically
5

tain

ically
ers v
as re

Pedigree 1.
Ancestors of the cross *O. grandiflora* × *O. mut. rubricalyx*.



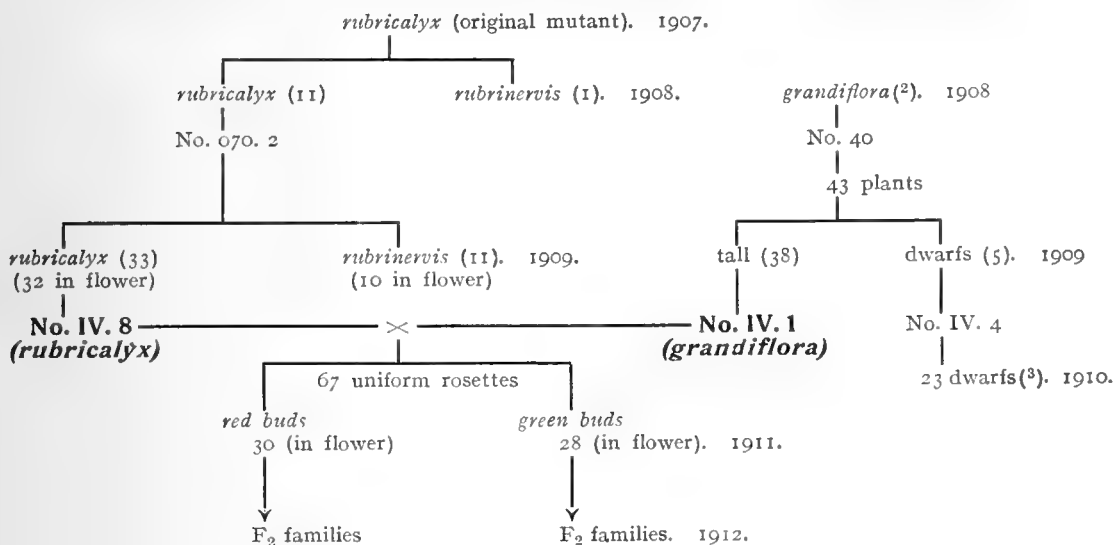
(1) Of these, 12 which bloomed were all *rubricalyx*. There is frequently some uncertainty about the determination of a family of *rubricalyx* and *rubrinervis* rosettes, except in one transient stage when the colour is well developed.

(2) From Dixie Landing, Alabama.

(3) Of these 6 rosettes of *Lamarckiana*, 4 showed also the red pigmentation of *rubricalyx* and several were more or less intermediate in leaf-shape between *Lamarckiana* and *rubrinervis*.

(4) These three cultures formed stems while still in the flats, so that their characters were not well developed. They showed, however, a certain amount of variability, especially in leaf-width, and certain leaves in the third family (offspring of No. I. 13) showed a limited amount of crinkling. They were all, however, typical *grandiflora* plants both as regards foliage, pubescence, buds and flowers.

Pedigree 2.

Ancestors of the cross *O. mut. rubricalyx* \times *O. grandiflora* ⁽¹⁾.

are very distinctive, the bud cone being slender, rounded, with thin papery sepals which are either free from pubescence and papillae or possess only a short, soft type of hair. The free sepal tips are also very slender. The buds, therefore, like all other parts of the plant, are sharply contrasted with *rubricalyx* in all their features. (See also GATES 1913 a, p. 38.)

Let us now turn to the other parent, *rubricalyx*. It differs from *grandiflora* throughout. The main features of contrast between the two forms are set forth in table I (p. 227), but here I may refer to a few of its characters and to its manner of origin. Fig. 8 shows a typical rosette, fig. 10 the full-grown plant, and fig. 9 the buds two-thirds natural size. (cf. figs. 2, 4 and 5 for *grandiflora*). The history of the origin of *rubricalyx* has been published elsewhere (GATES 1911 b and 1912 b), but I will briefly state the main facts here. The original *rubricalyx* mutant appeared in my cultures of *rubrinervis* at the University of Chicago in 1907, and I am indebted to Prof. JOHN M. COULTER for the facilities there afforded. *O. rubrinervis*, it will be recalled, is a

(1) See also Textfig. 1 for collateral families of the *rubricalyx* parent.

(2) Race No. 40 from Birkenhead. See text.

(3) This was a uniform dwarf type 12—24 inches high, buds *grandiflora*, plants irregularly branched.

mutation from *Lamarckiana*, to which, however, it bears a peculiar relation (see GATES, 1913 a, p. 28). *Rubricalyx* agrees with *rubrinervis* morphologically, but differs in pigmentation, showing a greatly increased amount of red (anthocyanin) pigment in all parts of the plant but especially in (1) the flower-stalks or hypanthia, (2) the sepals, and (3) on the ventral surface of the midribs of the rosette leaves;



Fig. 3. *O. grandiflora* grown at St. Louis, Mo.

(1) and (3) are green in *rubrinervis*, red in *rubricalyx*. The sepals of *rubrinervis* show a varying amount of red but the median ridge is invariably green, while in *rubricalyx* the whole sepal and the median ridge are invariably deep red. (See GATES 1911 b, pl. 6.) The contrast in pigmentation between the two types is therefore very marked and constant, and it would be impossible to imagine a more sharp unit-character

difference than this. Great interest therefore attaches to the behaviour of this new unit-character in inheritance. That it is a single unit-character will be shown in the following paragraphs.

All the differences between *rubrinervis* and *rubricalyx* are obviously expressions of a single germinal change, namely, in the capacity



Fig. 4. *O. grandiflora* grown in England.

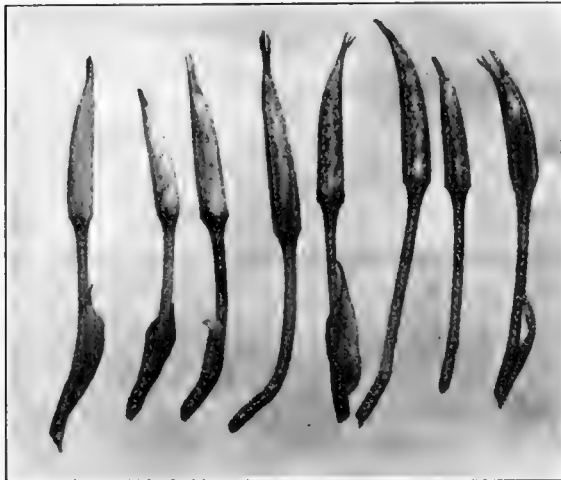


Fig. 5. Buds of *O. grandiflora*.

of the cells for anthocyanin production. The new character is dominant in the ordinary Mendelian sense; whether completely dominant will be discussed later. That a *single* germinal change is concerned is proved by the fact that the original-mutant individual when self-pollinated gave



Fig. 8. Rosette of *O. mut. rubricalyx*.

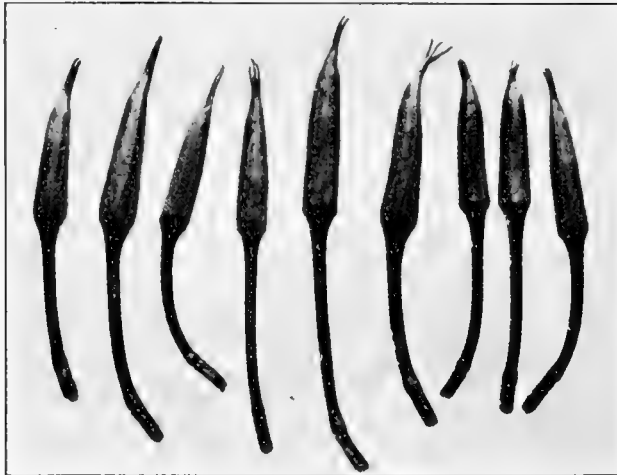


Fig. 9. Buds of *O. mut. rubricalyx*.

an F_1 containing both *rubricalyx* and *rubrinervis*, but no other types or intermediates⁽¹⁾. It was, therefore, heterozygous in the ordinary Mendelian sense, as is further demonstrated by the fact that the F_2 offspring of F_1 *rubricalyx* plants gave a simple 3 : 1 ratio of *rubricalyx* and *rubrinervis*. This fact is of great importance, for it shows that



Fig. 10. *O. mut. rubricalyx*, full-grown plant.

one unit change and one only was concerned in the appearance of the original *rubricalyx* individual. It is all the more necessary to insist upon this point, because Mendelians have introduced here a fallacy in the interpretation of the polymorphic descendants of single mutant individuals. I have already pointed out this fallacy (GATES 1913b, p. 141), but it must be reiterated because it affects many of

⁽¹⁾ It should also be emphasized that there were *no intermediates* between the *rubricalyx* mutant and the *rubrinervis* population in which it appeared, a fact which HERIBERT-NILSSON (1912) fails to take into account. See GATES (1911 b).

the current Mendelian theories. If, after having obtained a perfect 3:1 ratio with the unit-character in question, one obtains other ratios in crosses in later generations, e. g., 5:1 as I have done, it can not be argued that this shows that the original supposed simple unit-character was really compound, there being two or more independent "genes" or "factors" for the same character.

I propose to show that changed ratios of a single unit-character can be obtained under conditions where such an interpretation is excluded.

The results of NILSSON-EHLE (1909, 1911) in obtaining two ratios—approximately 3:1 and 15:1—for red and white glumes in different families of wheat derived from crosses between two independent races with red glumes, seems to justify his conclusion that the red colour is represented by two independent *R* factors. Others have, however, applied this hypothesis of a multiplicity of independent representatives for one character whenever their ratios depart widely from 3:1. The behaviour of *rubricalyx* here described is incompatible with this procedure for the reasons above stated and more fully explained below, and should serve as a warning against the loose application of the hypothesis. In the present instance some other explanation of the phenomenon must be sought.

Incidentally, it may be mentioned that the origin of *rubricalyx* furnishes one more proof, if such were necessary, that a sudden germinal change or mutation may occur wholly independently of the shuffling of hybrid characters. Evidently, also, only one of the parental germ cells, and not both, underwent the original change.

The full pedigree of the *rubricalyx* used in the cross *grandiflora* × *rubricalyx* will be found in pedigree 1. A *rubricalyx* plant, No. IV. 6, descended in the second generation from the original mutant, and which was heterozygous for the red⁽¹⁾ was pollinated from *nanella*, the dwarf mutant, in 1909. The *F*₁ from this cross was grown in 1910, and yielded, in accordance with expectation, seven *Lamarckiana* rosettes and thirty-five plants which were either *rubricalyx* or *rubrinervis*. Of the latter, twelve which came into bloom were all typical *rubricalyx*. One of these twelve plants (which proved to be heterozygous) from

(1) This is shown by the fact that when self-pollinated it yielded in 1910 seven rosettes, three of which were *rubricalyx* and four *rubrinervis*. Three collateral families given in pedigree 1 show a total of about 31 *rubricalyx* to 41 *rubrinervis* rosettes. These were all grown in 1911 and unfortunately they remained rosettes, so there is some uncertainty regarding the exact ratios, but the tendency in such circumstances is for the *rubrinervis* determinations to be too large owing to a temporary lack of pigment development in some plants which later produce typical red buds.

the F_1 of *rubricalyx* \times *nanella* was used in 1910 to pollinate *grandiflora*. The results of this cross are described in the present paper. It will be seen that the *rubricalyx* parent contained the dwarf *nanella* in a recessive condition. The dwarfs appeared again in the F_2 (*vide infra*).

If we now consider the parents of the reciprocal cross, *rubricalyx* \times *grandiflora*, which was made in 1909, the *grandiflora* parent came



Fig. 6. Rosette of Birkenhead race of *O. grandiflora*.

from a wholly different source and, unfortunately perhaps, differed slightly from the Alabama form used in the other cross, though it was a typical *grandiflora*. It came from the sand dunes of Birkenhead, England, where *Oenotheras* have long been naturalized, and was cultivated as race No. 40 from that source. A number of these races are described elsewhere (GATES, 1913 a, p. 43). The buds of this race No. 40 were typical *grandiflora* in every respect, as were also the

characteristic red blotches appearing on the earlier rosette leaves. The later rosette leaves, at the time stem-formation began, were more broadly pointed than is typical for *grandiflora*, and there was a slight amount of crinkling present, (see fig. 6). Six of the seedlings omitted the rosette stage entirely (fig. 7).

My culture of race No. 40 in 1909 numbered 43 plants, derived from the self-pollination of one typical *grandiflora* individual. Of these, 38 were tall *grandifloras* and 5 were dwarfs, having short internodes but *grandiflora* foliage-characters. One of the dwarfs self-pollinated yielded in 1910 a uniform dwarf race of 23 plants. The race of *grandiflora* used in my cross *rubricalyx* \times *grandiflora* therefore contained the capacity for producing dwarfs in the ratio of about 5 in 43. This matter will be referred to again later. Dwarfing was therefore introduced into the cross *grandiflora* \times *rubricalyx* from the *rubricalyx* parent, and into *rubricalyx* \times *grandiflora* by the *grandiflora* parent. It later reappeared in the F_2 of both these crosses. A point which further demonstrates that the new character exhibited by *rubricalyx* is dominant, is the following. Both red- and green-budded plants appeared in the F_1 of both crosses above-mentioned, showing that the *rubricalyx* parent was heterozygous for red in both cases; while the dwarf character being recessive, did not appear until the F_2 in both cases. The *rubricalyx* parent of the cross *grandiflora* \times *rubricalyx* was therefore heterozygous for both the red and the dwarf characters. If we adopt the current Mendelian terminology, denoting the *rubricalyx* character by *R* and its absence (*rubrinervis*) by *r*; and similarly denoting tallness by *T* and its absence (dwarfing) by *t*; then the *rubricalyx* individual in question would be denoted by *RrTt*.

The pedigree of the ancestors of the cross *rubricalyx* \times *grandiflora* is given in pedigree 2. The *rubricalyx* in this cross was also heterozygous, therefore *Rr*, while the *grandiflora* was capable of producing dwarfs and tall, in the ratio 5 : 38. Dwarfs appeared also in certain F_2 families of this cross.

C. Collateral experiments.

In addition to the pedigrees of the parents in the two reciprocal crosses, I have given in pedigree 1 the results yielded by a number of collateral families, so as to show their relationship to the general course of the experiments. These families may be briefly referred to here. Unfortunately, many of them were planted out too late in the season,

and, remaining rosettes, failed to yield the full data which they would otherwise have furnished.

Most of the offspring derived from the self-pollination of the original *rubricalyx* mutant were accidentally destroyed, only 12 plants surviving, of which 11 were *rubricalyx* and 1 *rubrinervis*. Open-pollinated seeds of the mutant, which as it grew was surrounded on all sides by *rubrinervis* plants, yielded in 1909, 112 plants, of which 67 were *rubricalyx* and 45 *rubrinervis*. This result is intermediate



Fig. 7. Young plant of Birkenhead race of *O. grandiflora*, showing omission of the rosette stage.

between a 3 : 1 ratio, such as would be expected if pure self-pollination had taken place, and a 1 : 1 which would be anticipated if pollination was wholly from *rubrinervis*. As will be seen from pedigree 1, one of these *rubricalyx* plants when tested proved itself homozygous (*RR*) in the next generation, and one of the recessive (*rubrinervis*) plants was also shown to be homozygous (*rr*). The recessives, whenever tested, invariably yield only the recessive character (see GATES, 1911b, p. 365).

In the second self-pollinated generation from the *rubricalyx* mutant the plant (No. 070. 2₃) with which most of the experiments were con-

tinued yielded an exact 3 : 1 ratio (33 : 11) of the dominant and recessive types. Another self-pollinated flower from the same plant gave in 1910, 70 rosettes. Fifteen of these came into bloom, of which 10 were *rubricalyx* and 5 *rubrinervis*. A sister plant (070.32) of the same family yielded 13 *rubricalyx* and 7 *rubrinervis*, nearly all of which came into flower.

Of the 33 plants in the culture above-mentioned, the five which were tested all proved to be heterozygous (see pedigree 1), but since the numbers were small and the plants all remained rosettes, in which there is some uncertainty of identification, the ratios obtained cannot be regarded as significant. One of the heterozygous plants (No. IV. 5) was crossed with *O. Lamarckiana*, and another (No. IV. 6) — which is in our main pedigree of descent — with the dwarf *nanella*. The latter cross should be compared with a similar one (*O. rubrinervis* × *nanella*) of DE VRIES (1903, II, p. 451) with which it agrees. The F₁ contained 42 plants, of which 7 which did not bloom were *Lamarckiana*, and the remaining 35 were *rubricalyx* or *rubrinervis*. Twelve of these, which bloomed, were all *rubricalyx*. Two of the latter when tested proved to be heterozygous; a third (No. III. 10) when tested yielded 49 rosettes of *rubricalyx* or *rubrinervis*, 3 dwarf rosettes, 1 aberrant mutant, and 6 *Lamarckiana* rosettes, some of which were, however, more or less intermediate between *Lamarckiana* and *rubrinervis*, and four of which had in addition the red pigmentation of *rubricalyx*. A fourth plant (No. II. 7) in this family was used to pollinate *Lamarckiana*; and a fifth (No. IV. 2) was the male parent of the cross *grandiflora* × *rubricalyx*.

Another collateral pedigree shown in pedigree 1 is derived from the 11 *rubrinervis* (*rr*) plants segregated in the second generation from *rubricalyx*. One plant (No. II. 3) selfed gave 39 *rubrinervis*. Two others (No. I. 2 and III. 5) were used to pollinate *Lamarckiana*, yielding in both cases, as expected, an F₁ containing *Lamarckiana* and *rubrinervis*, the totals being 29 *Lamarckiana* to 67 *rubrinervis*. No. III. 5 was also pollinated from *Lamarckiana* and yielded in F₁ 12 *Lamarckiana* and 54 *rubrinervis*. Thus in these reciprocal crosses the frequency of *rubrinervis* always shows a certain (variable) preponderance, as DE VRIES has also observed.

O. nanella was also pollinated with *rubrinervis* No. III. 5 and in F₁ gave 25 *Lamarckiana* and 52 *rubrinervis*. One of the latter when tested in 1912 gave 10 *nanella* and 32 *rubrinervis*, in agreement with previous results of DE VRIES and of myself. (See pedigree 1.)

C 1. The parent types.

Table I.

Comparison of the main characters of the parents.

<i>O. grandiflora</i> SOLANDER.	<i>O. mut. rubricalyx</i> GATES.
<ol style="list-style-type: none"> 1. Leaves of rosettes thin, nearly or quite smooth, with <i>pale red blotches</i> on the surface; petioles and midribs always wholly <i>green</i> on ventral surface and usually also on <i>dorsal surface</i>. 2. Rosette stage more or less <i>evanescent</i> and often entirely omitted, the plants being physiologically "<i>early</i>" in their development. 3. Later rosette leaves characteristic in shape, long and rather broad-pointed, with long, irregularly margined petiole¹). 4. Stem leaves thin, <i>smooth, pointed at both ends</i>; petioles green. 5. Buds <i>green</i> throughout or with a small amount of red on the sepals (see fig. 5). 6. Buds <i>slender and rounded</i>, sepals <i>thin</i>, sepal tips long and setaceous. 7. Buds wholly <i>glabrous</i>, or covered only with a soft, inconspicuous pubescence of <i>short hairs</i>. 8. Flowers usually somewhat smaller than in <i>rubricalyx</i> and others of the <i>Lamarckiana</i> series (petals 30—40 mm in length). 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Leaves of rosettes thicker, more pubescent, considerably <i>crinkled</i>, without red blotches on the blade; petioles and midribs more or less bright red on the <i>ventral</i> surface, and to a lesser extent on the dorsal surface. (The ventral red is nearly always well developed at one stage of the rosette, but if that stage is missed the plant becomes indistinguishable from <i>rubrinervis</i> until the buds appear.) 2. <i>Rosette stage well developed</i>, the plants being physiologically <i>later</i> in their development. 3. Leaves of mature rosette rather narrow-pointed. 4. Stem-leaves thicker, <i>crinkled, broad and sessile or aurate at base</i> except the lower ones; petioles red ventrally and sometimes less so on the dorsal surface. 5. Hypanthium and sepals, especially their median ridges, <i>deep red</i> (see fig. 9). 6. Buds <i>stouter, quadrangular</i>, sepals <i>thick</i>, sepal tips shorter and stouter. 7. Buds covered with soft pubescence, and in addition a conspicuous <i>long, pointed type of hair</i> arising from <i>red papillae</i>. 8. Petals about 40 mm in length.

The two types differ from each other in every character throughout all stages of their development. Since *rubricalyx* agrees in its *main* morphological features with *Lamarckiana* from which it is a secondary

(¹) The most characteristic type of leaf, with prominent basal lobes, is always omitted under the usual conditions of culture, so it need not be considered here. *Vide supra*, p. 216.

mutant; and since *Lamarckiana* is generally admitted to be specifically distinct from *grandiflora* as regards its characters; and since, further, the two forms are unlike each other in every stage of ontogeny; we may justly regard this as an interspecific cross. The great number of character-differences involved is made obvious in the F_2 hybrid offspring. It should further be noted that a typical dominant unit-character, namely, the red pigmentation, and a typical recessive unit-character, namely, dwarfing, are present in one of the parents of each cross, the dwarf character being in a recessive or latent condition.

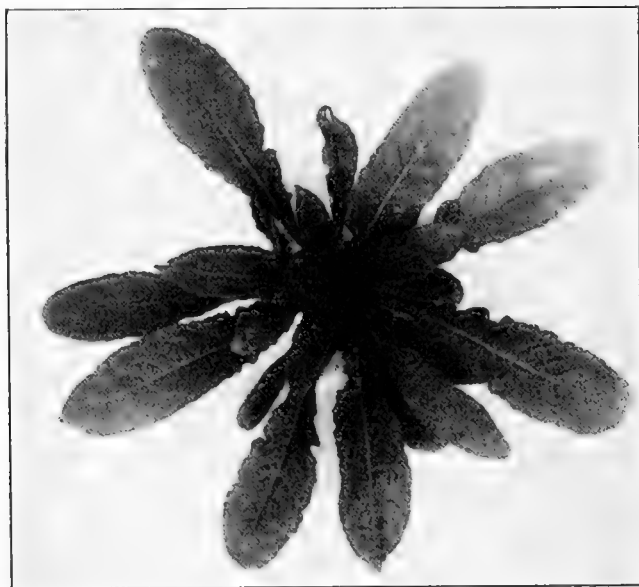


Fig. 11. F_1 rosette, *grandiflora* \times *rubricalyx*.

The differences in foliage, habit and physiological development are, on the other hand, in no sense unit-characters, but very complex differences such as distinguish well-marked or aggregate species. The contrast between these two types of characters in the F_1 and F_2 hybrids is very striking.

D. *O. grandiflora* \times *O. mut. rubricalyx* and its reciprocal. F_1

These forms are quite fertile with each other, as are also the F_1 and F_2 hybrids. Seeds appear to be produced by these hybrids quite as plentifully as from the parent races. The F_1 plants were all grown at St. Louis in 1911, and the F_2 all in the English climate last year.

As I have explained elsewhere (GATES, 1913 c), *grandiflora* reacts quite differently in the two climates, though its presence in hybrids has the same effect in all cases, namely, to increase their "earliness" or rate of development. Pure *grandiflora*, however, in the climate of Missouri, shoots up a slender stem very early, and begins blooming long before the *Lamarckiana* races. In the English climate also stem formation begins early, and large leafy plants are formed, but flower-



Fig. 12. F_1 rosette, *grandiflora* \times *rubricalyx*.

production is entirely inhibited, at least under certain conditions of culture, until the very end of the season.

The F_1 of *grandiflora* \times *rubricalyx* (culture No. $\frac{69}{11}$) contained 147 plants, which were uniform as regards their morphological features. Figs. 11 and 12 show two of these rosettes photographed on July 5 and July 14 respectively. They are intermediate between the parents in many respects (cf. figs. 2 and 8), but nearer *rubricalyx*. The amount of crinkling varied but was in some cases as great as in the male parent. Further, red blotches (a *grandiflora* character) did not develop on

the blades to any extent, but the midribs were usually deep red on their dorsal surface (a *rubricalyx* character). The rosettes also persisted longer and contained more leaves than ever appear in *grandiflora* rosettes under the same conditions. Fig. 11 resembles *rubricalyx* somewhat more than does fig. 12.

On the other hand, the leaves were much more broad-pointed than in *rubricalyx*, and in most of the plants (fig. 12) the leaf shape was certainly nearer *grandiflora*, especially in the distal part of the blade. A striking feature was that the rosette leaves were much larger, and hence the diameter of the rosette much greater, than in either parent. Their average size was also distinctly greater than in the reciprocal cross. Of the 147 rosettes only 58 formed stems and came into bloom. The latter numbered 34 with red buds and 24 with green buds, showing the heterozygous (Rr) condition of the *rubricalyx* parent for this character. Considering the relatively small numbers, this is not a wide departure from the expected equality. The provisional determination of the rosettes gave 42 R , 71 r , and 37, most of which were probably R 's, doubtful⁽¹⁾. The adult characters of these F_1 hybrids will be referred to in connection with the reciprocal cross. The absence of dwarfs from the F_1 of *grandiflora* \times *rubricalyx* must be accounted for by the dominance of the tall stem (T) of *grandiflora* over the dwarf character (t); for the *rubricalyx* parent was heterozygous (Tt) for this character, and if self-pollinated would have given dwarfs as did its sister plant (No. III. 10, pedigree 1). The absence of dwarfs from the F_1 of *rubricalyx* \times *grandiflora* must, however, be accounted for by the dominance of the tall stem of the *rubricalyx* parent over the dwarf condition latent in the race of *grandiflora* used as male parent.

If we now turn to the F_1 of *rubricalyx* \times *grandiflora* (Culture No. $\frac{88}{11}$) we find a family of 67 plants. As rosettes they were very uniform, differing only in the presence or absence of R . Fig. 13, photographed July 13, shows one of these rosettes. It is, like the reciprocal, intermediate but nearer the *rubricalyx* parent, which it resembles in shape (except that the blade and the points are distinctly broader) and in crinkling. The dorsal midribs are also red, as in *rubrinervis*

(1) Of the rosettes recorded as r , six which bloomed afterwards proved to be R , and 11 of the rosettes recorded as R ? proved to be R . On the other hand, 6 rosettes recorded as R turned out on blooming to be r . Hence 17 were gained to the R 's on blooming, while 6 were lost to them.

and *rubricalyx*. These F_1 rosettes were, altogether, extremely like the reciprocal already described, and such differences as existed may perhaps be chiefly attributed to slight differences in the parent races of *grandiflora*. The larger size of the rosettes in *grandiflora* \times *rubricalyx* can, however, scarcely be attributed to this cause. The rosette-leaves in the latter cross were frequently (fig. 12) more distinctly repand-denticulate than in the reciprocal (fig. 13) or in *rubricalyx*



Fig. 13. F_1 rosette, *rubricalyx* \times *grandiflora*.

(fig. 8). The slight differences in the parental *grandiflora* races preclude our concluding that precisely reciprocal crosses would not give identical morphological results, though in rate of development each cross is decidedly nearer the male parent. Both these crosses showed the same range of types in the F_2 .

As regards the factor R in the F_1 of *rubricalyx* \times *grandiflora*, of the plants (58) which bloomed, there were 30 R 's and 28 r 's, in almost

exact agreement with the expectation of equality. The F_1 of *grandiflora* \times *rubricalyx* was much more strongly biennial than the reciprocal, for while in the former cross only 58 plants bloomed out of a total of 147 rosettes, in the latter 58 bloomed out of 67. The latter also bloomed earlier in the season, having 50 plants (70%) in bloom by August 16, while only 30 (20%) of the former were in bloom by that date. This difference is significant, showing that as regards the quality of „earliness“ both reciprocal crosses were decidedly patroclicious.

The following facts show that the F_1 is intermediate between *rubricalyx* and its relatives on the one hand and *grandiflora* races on the other hand, as regards „earliness“ or the tendency to pass out of the rosette stage and come rapidly into bloom. Under the same conditions as the two F_1 cultures above-described, I grew at St. Louis in 1911, a total of 439 plants belonging to *rubricalyx*, *rubrinervis*, and *Lamarckiana*. Of these only 19, or a little over 4%, came into bloom, mostly at the end of the season. On the other hand I grew cultures of ten different *grandiflora* races numbering hundreds of plants, all of which under the same conditions, omitted their rosette entirely (as in fig. 7) and formed a stem before they could be planted out. The F_2 and back-crosses of the F_1 with the original parents have shown correspondingly intermediate conditions as regards time of flowering, when grown in the cooler climate of England.

Fig. 14 represents the upper part of a plant of *rubricalyx* \times *grandiflora*, in bloom. The plants were, as far as could be judged, almost exactly intermediate in foliage and pubescence. The leaves, as shown in the figure, exhibited about half the amount of crinkling found in *rubricalyx*; they were darker green than *grandiflora*, and in shape were more or less intermediate between the two parents. The characters of the foliage in the mature hybrid plants are extremely difficult to appraise, for in *rubricalyx* especially, and to a less extent in *grandiflora*, there are continuous changes in leaf-characters from the bottom towards the top of the stem. The lowermost cauline leaves are petiolate like those of the rosette. There is a gradual transition by shortening of the petiole and change in shape of the leaf-base, to the bracts which are sessile and aurate. The bracts also continuously diminish in size and change in shape in passing up the stem. The amount of crinkling also usually, but not invariably, diminishes towards the top of the stem. These conditions make it practically impossible to classify the F_2 plants as regards their foliage, for every conceivable intergrade between the two parents occurs.

In pubescence, the stems and buds of *rubricalyx* \times *grandiflora* and its reciprocal are also intermediate; *i. e.*, the short type of hair is present, and in addition the long muricate type, though in much reduced numbers. This is in accord with the results of MACFARLANE (1895) who, in his careful study, found the number of hairs per given area reduced to a half in several crosses between pubescent and non-pubescent forms. He also found in certain crosses that the size of



Fig. 14. F_1 , *rubricalyx* \times *grandiflora*.

the individual hairs was reduced to half while the number remained the same.

The buds of the F_1 hybrid are also intermediate, being distinctly squarish in shape, with thicker sepals and stouter hypanthium than *grandiflora*. The buds of the reciprocal crosses were exactly alike. In general habit the *rubricalyx* \times *grandiflora* plants were very uniform, all having a pyramidal shape resembling *rubricalyx* but with longer

basal branches. These exceptionally long basal branches (see fig. 14) invariably come into bloom before the main stem. In the presence of such long branches at the base, the F_1 differed decidedly from either parent. The reciprocal cross showed a different habit, many of the rosettes sending out a very long side shoot instead of a central stem. This not infrequently happens also in *rubricalyx* and its relatives, and presumably occurs as a response to some unknown physiological conditions. There is apparently no tendency for the condition to be inherited.

Summing up the results of the F_1 , we may say (1) that the reciprocals are closely similar except that *grandiflora* \times *rubricalyx* (a) has larger rosettes, (b) is more strongly biennial and later in development, (c) differs in habit. (2) The reciprocals are intermediate between the parents, though possibly somewhat nearer *rubricalyx* than *grandiflora*. (3) They were uniform in both cases, except in regard to the one unit-character pair (*Rr*) in which splitting in approximately a 1:1 ratio occurred.

E. 1. *O. grandiflora* \times *O. mut. rubricalyx* and its reciprocal. F_2 .

We have already seen that in the F_1 of these hybrids the characters of the parents are perfectly blended and intermediate, with the single exception of the unit character *Rr*. In the place of this uniform blended condition, we have in F_2 a complete series of intermediate forms stretching all the way from one parent to the other as regards nearly every character. Since all conditions of the various characters are combined with each other in different individuals, the result is an almost hopelessly confused series of forms. But before turning to the intricate array of blended and partially blended conditions shown by the numerous characters which differentiate the species, let us consider first the relatively simple behaviour of the two unit-characters *R* and *t* in the F_2 . Even the inheritance of the simple unit-character *R* is sufficiently complex when minutely studied.

Last year I grew a total of 2794 plants in which the inheritance of *R* was studied. These cultures are enumerated in table II. From this table it will be seen that in addition to the F_2 from the original crosses, I have crossed both the F_1 generations back with both parents, and have also crossed the F_2 generations reciprocally with each other.

We may now consider the inheritance of the red character, *R*, and the dwarf character, *t*, in detail. The following table (III) shows the proportion of *R* and *r* plants in each family of the F_2 .

Table II.

Cross.	Number of families	Number of plants
<i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i> , F ₂	5	504
<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i> , F ₂	12	1039
(<i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i>) × <i>grandiflora</i>	3	373
(<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>) × <i>grandiflora</i>	4	579
(<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>) × <i>rubricalyx</i>	1	44
(<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>) × (<i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i>)	1	62
(<i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i>) × (<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>)	3	193
	29	2794

Table III.

Showing distribution of the dominant character, *R*, in F₂.

Number of 1912 culture	Number of F ₁ parent plant	Character of buds in parent F ₁ plant	Offspring	Ratio
I. <i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i> , F ₂ .				
Cult. 48. (a) . . .	IX. 4	red buds.	<i>R.</i> 68	<i>r.</i> 16
" 49. (b) . . .	VI. 6	" "	142	15
" 50. (c) . . .	III. 2	" "	133	4
			343	35
				9.8 : 1

(1) Calculation of the data in table III on the basis of the mathematical theory of probability shows the following results:

Table IIIa.

Ratios	Frequency with which these ratios would be expected in a 3 : 1 (or 1 : 1) population
343 : 35	13 times in a billion trials
518 : 115	1 " " 25 000 "
150 : 99	7 " " 100 000 "
171 : 129	1 " " 125 "
217 : 156	1 " " 1250 "
133 : 41	in accord with a 3 : 1 ratio.

Similarly (a), (b), and (c) in section I of table III are all significantly different from each other. In section II A, the ratios marked (a) and (c) are significantly unlike. Also in section II D, (a) and (c) (78 : 37 and 57 : 60) are unlike. In sections III and VI the three ratios are not significantly different from each other, and in section VII the deviation between (a) and (b) might occur once in 12 trials.

Table III (contd).

Number of 1912 culture	Number of F ₁ parent plant	Character of buds in parent F ₁ plant	Offspring		Ratio
---------------------------	--	---	-----------	--	-------

II. A. *rubricalyx* × *grandiflora*, F₂.

Cult. 55. (a) . . .	VII. 2	red buds.	R. 66	r. 13	5.0 : 1
" 59. (b) . . .	IV. 4	" "	45	14	3.2 : 1
" 60. (c) . . .	X. 3	" "	47	3 ¹)	15.7 : 1
" 61. (b) . . .	VIII. 1	" "	134	44	3.04 : 1
" 62. (a) . . .	VI. 1	" "	67	13	5.15 : 1
" 63. (a) . . .	VII. 2	" "	82	13	6.30 : 1
" 64. (a) . . .	VII. 2	" "	77	15	5.13 : 1
			518	: 115	4.50 : 1

II. B. *grandiflora* × *rubricalyx*, F₂.

Cult. 53	XI. 9	green buds.	ru. (2) 49	gr. 4	intermediate —
" 54	I. 1	" "	73	0	—
			122	: 4	—

II. C. *rubricalyx* × *grandiflora*, F₂.

Cult. 65	V. 7	green buds.	ru. 73	gr. 23	intermediate 5
" 66	VII. 5	" "	27	18	11
			100	41	16
Adding II. B.			122	4	—
			222	45	16
Adding the inter- mediates.			8	8	—
			230	: 53	= 4.3 : 1

(1) Also one plant *exactly* intermediate between *R* and *r*, and 9 dwarfs (see table V). Through an oversight, the bud-characters of the latter were not recorded, but it is certain that some were *R* and some *r*, though the pigmentation was weak. For this reason, the ratio 47 : 3 recorded here can not be regarded as significant.

(2) See explanation on p. 251.

Table III (contd.).

Number of 1912 culture		Number of F ₁ parent plant	Character of buds in parent F ₁ plant	R.	ru.	gr.	inter.	R.	r.	Ratio
II. D. <i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i> , F ₂ .										
Cult. 56. (a)	V. 4 × V. 5	red × green buds	78	14	23	0	78	37	2.10 : 1
" 57. (b)	V. 6 × V. 4	green × red buds	15	0	1	1	15	2	—
" 58. (c)	VII. 5 × VII. 4	" " "	57	21	39	—	57	60	0.95 : 1
				150	35	63	1	—	—	—
				150 : 99				150	99	1.52 : 1
III. (<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>) × <i>grandiflora</i> (¹).										
				R.	r.					
					ru.	gr.				
Cult. 67. (a)	VI. 1	red buds × <i>grandiflora</i>	74	0	60	—	74	60	1.23 : 1
" 68. (b)	V. 1	" " "	44	7	17	—	44	24	1.83 : 1
" 71. (c)	V. 2	" " "	53	0	45	—	53	45	1.18 : 1
" 69	VII. 5	green buds × <i>grandiflora</i>	171	7	122	—	171	129	1.33 : 1
				Buds gr 1 to gs and ru 5. 279 plants.						
IV. (<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>) × <i>rubricalyx</i> .										
Cult. 70	V. 3	red × red buds.	R.	r.					Buds darker red.
				44	0					
V. (<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>) × (<i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i>).										
Cult. 72	IV. 2 × XVI. 2	red (Rr) × red buds	R.	ru.	gr.				
				57	1	4		57	5	11.4 : 1

⁽¹⁾ The Alabama race was used in crossing back.

Table III. (contd.)

Number of 1912 culture	Number of F ₁ parent plant	Character of buds in parent F ₁ plant	R.	r.	Ratio
VI. (<i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i>) × <i>grandiflora</i> ⁽¹⁾ .					
Cult. 73. (a) . .	IX. 4	red (<i>Rr?</i>) buds × <i>grandifl.</i>	37	25	1.48 : 1
" 74. (b) . .	VI. 6	" " " "	94	55	1.70 : 1
" 78. (c) . .	VI. 6	" " " "	86	76	1.13 : 1
			217	156	1.39 : 1
VII. (<i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i>) × (<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>).					
Cult. 75. (a) . .	XII. 1 × IV. 2	red (<i>RR</i>) × red (<i>Rr</i>) buds	92	34	2.70 : 1
" 76. (b) . .	IX. 4 × VI. 1	red (<i>Rr?</i>) × red (<i>Rr</i>) buds	41	7	5.86 : 1
			133	41	3.24 : 1
Cult. 77	XI. 9 × VII. 1	green × green buds	<i>ru.</i> 21	<i>gr.</i> 8	

E. 2. Inheritance of the *rubricalyx* character, *R*.

From the data presented in table III we are able to draw some important conclusions regarding the inheritance of *R*. It must be borne in mind that *R* represents the unit-difference between *rubricalyx* and *rubrinervis*, that it appeared suddenly as a mutation without intermediates, and that it consists in a conspicuous red pigmentation of the buds and other parts of the plant. In a former paper (GATES, 1911 b) coloured figures of the buds are shown (plate 6) and a number of cultures of *rubricalyx* crosses are described and tabulated (p. 365). One or two of the latter are also included in pedigree 1 of this paper (p. 216).

The fact must be emphasized, that all the data of table III are derived from plants which came into bloom, and in which in almost every case the distinction between the *R* and *r* bud characters is so clear as not to admit of the slightest doubt. The exceptions are given in table IV and will be referred to later. The great majority of the plants produced hundreds of flowers, making the distinction between the two types so conspicuous that they can be distinguished at a glance by any one.

In the description of the F₁ of the cross *grandiflora* × *rubricalyx*, it has already been shown (*vide supra*, p. 230) that the ratio *R*:*r*

⁽¹⁾ The Alabama race was used in the back-cross.

(from plants in bloom) was 34 : 24, while in the reciprocal cross this ratio was 30 : 28. The latter ratio is practically identical with, and the former sufficiently close to, the anticipated 1 : 1. A fact equally important is the exact 3 : 1 ratio (33 : 11) into which the family (see pedigree 1, p. 216), from which the *rubricalyx* parent of both reciprocal crosses was derived, was found to split. Taken together, these three ratios show clearly according to Mendelian interpretation, that a single unit-character difference is present in this *rubricalyx* family, and that the *rubricalyx* parent of both reciprocal crosses was heterozygous, producing *R* and *r* germ cells in equal numbers. This conclusion is also in harmony with the origin of *rubricalyx* by a single germinal change, and we must therefore accept this Mendelian evidence as the basis of our interpretation. We should therefore anticipate that the 3 : 1 ratio would continue to recur in the F_2 generation, but this is far from being the case.

Unfortunately, owing to the fact that a number of the cultures in 1910 and 1911 remained rosettes, the collateral families given in pedigree 1 offer little evidence regarding the ratio between *R* and *r*. But in three 1911 families (from Nos. IV. 3, IV. 9 and III. 10), the ratios (36 : 4, 22 : 23, 30 : 19) as determined from the rosettes only, appear to depart widely from the expected 3 : 1.

An examination of table III reveals at once, in the first three F_2 cultures from *grandiflora* \times *rubricalyx*, a remarkable range in the *R* : *r* ratio. Culture 48 gives about 4 : 1, culture 49 nearly 10 : 1, and culture 50 only 4 *r* to 133 *R*. I am inclined to attribute these 4 *r*'s in the last family to *reversions*, in which the dominant character suddenly acquired has been equally suddenly lost again. In pure (homozygous) *rubricalyx*, of which I grew a culture of 200 plants last year, not a single one reverted to *rubrinervis*, nor could I discover any marked variability in the amount of pigmentation. The 4 plants above-mentioned I believe to be *reversions* in a race which was homozygous for *R*, caused by the disturbance resulting from crossing.

If we now examine the seven F_2 families from *rubricalyx* \times *grandiflora* (II A. table III) we find that four of them (marked *a*) yielded either exactly or approximately a 5 : 1 ratio; two of them (marked *b*) yielded almost a perfect 3 : 1 ratio; while in another (marked *c*) the ratio was somewhere between 19 : 1 and 4 : 1 (see footnote, table III, p. 236). It is obvious that the ratios in the two groups of families *a* and *b* are significantly different from each other. Another fact of much importance was not discovered until the pedigree numbers of

the parent plants were entered in making up the final records. It is that cultures number 55, 63 and 64 were each derived from a different, self-pollinated flower of the same parent plant (No. VII. 2). This shows (1) that the ratio 5 : 1 is significant and represents what we may perhaps call the degree of prepotency of this *rubricalyx* plant; and (2) that the ratios obtained are not modifications of a 3 : 1 ratio brought about by unconscious selection or in any other way, but represent the ratio of types which this plant is capable of producing as a result of its germinal constitution. The three flowers from which these cultures were produced, were self-pollinated respectively on July 17, 18 and 17, 1911, the seeds from each capsule being sown separately to produce the above results.

We are thus forced to conclude that different plants of the F_1 , though externally alike, yet in F_2 produce individuals having the dominant and recessive characters in widely varying ratios, though this ratio is constant for each parent individual.

This ratio may be approximately 3 : 1, 5 : 1, or 33 : 1. It is not certain that the exact numerical ratios are significant as such, but rather, they may represent merely the *degree of prepotency of the individual*. This will be referred to again later.

In II. D Table III are shown the results of crosses between red- and green-budded plants of the F_1 . A 3 : 1 or 1 : 1 ratio would be anticipated, according to whether the red-budded plant was homozygous or heterozygous. But culture 56 yields about 2 : 1, and only culture 58 the expected 1 : 1. In section III of the table, F_1 red-budded plants of *rubricalyx* \times *grandiflora* have been crossed back with pure *grandiflora* from Alabama. The resulting $R:r$ ratio is approximately the same in all three families, but their average, 1.33 : 1, is significantly greater than 1 : 1.

In section IV an F_1 red-budded plant from *rubricalyx* \times *grandiflora* is crossed back with *rubricalyx*. The buds in this culture are all red without exception, and *darker red than those of other cultures*. The significance of the latter fact will be discussed later. Sections V and VII give results of the two double-reciprocal crosses between *grandiflora* and *rubricalyx*. In culture 72 the result is very different from the expected 3 : 1, while in 75 and 76 the results agree approximately with each other, and the totals are consonant with a 3 : 1 ratio. In section VI, in which *grandiflora* \times *rubricalyx* red-budded F_1 is crossed back with *grandiflora*, the ratios for the three cultures (two of which are from the same plant, No. VI. 6) agree fairly well with

each other, but the departure from a 1:1 ratio in the totals is too great to be accounted for by chance.

A comparison of the totals in sections VI and III is instructive, for it shows that (*grandiflora* × *rubricalyx*) × *grandiflora* yields² (with 373 plants) a ratio for *R*:*r* of 1.39:1; while the reciprocal crossed back with the same parent, *i. e.*, (*rubricalyx* × *grandiflora*) × *grandiflora* gives, in a total of 300 plants, practically the same ratio, namely 1.33:1. The coincidence of these two ratios adds greatly to the significance of the results, for not only does it show that reciprocal crosses yield the same ratio, but that six families, five of which are derived from separate seed-parents, give ratios which are not significantly different from each other. In other words, these results are not only self-consistent but they mutually strengthen the whole interpretation. This simple unit-character is apparently not inherited in the way Mendelian characters are supposed to be inherited.

It will be seen that there is a varying degree of excess of *R*'s over Mendelian expectation, in all the cultures. The consistency of the results may be tested by comparing the results of various crosses in which the same individual takes part. I have made a number of such tests and have found no inconsistencies. These tests have brought out several facts which I shall mention here which make still clearer the meaning of the whole mass of data. Thus in culture 49 plant No. VI. 6 of *grandiflora* × *rubricalyx* gives a ratio for *R*:*r* of 142:15 or 9.5:1; yet with such a large excess of *R*'s, when No. VI. 6 is crossed back with *grandiflora* (cultures 74 and 78), the ratio is only 180:131 or 1.37:1(1), *i. e.*, the excess over the expected Mendelian equality is much less than the excess of 9.5:1 over a 3:1 ratio. This cross was made on August 17, while the selfing was done on August 14. It is conceivable that some change in the meteorological conditions might have influenced the result, but I have no data to show this. I am inclined to believe, however, that the cause is of a different nature; for the same result, *i. e.*, corresponding decrease in the percentage of *R*'s, on crossing back with *grandiflora*, is seen in all the other cases. Thus the offspring of No. IX. 4 (culture 48) gives a ratio of 4.25:1, and similarly the offspring of No. VI. 1 (culture 62) yield the ratio 5.15:1; yet when the former plant is crossed with *grandiflora* (culture 73) the ratio *R*:*r*

(1) Since this is the only plant which gave a ratio approaching 10:1, and since when crossed back it gave practically the same ratio as the plants which in *F*₂ produced a 5:1 ratio, it seems possible that some unknown source of error may have produced the aberrant ratio 9.5:1.

drops to 1.48 : 1, and the latter crossed back in the same way (culture 67) gives only 1.23 : 1. This reduction in *R*'s is all the more striking because Nos. IX. 4 and VI. 1 crossed together (culture 76) gives the highest ratio of all, namely, 5.86 : 1. *It thus appears that pure grandiflora when used to cross back with the hybrid, exerts an inhibiting effect as regards the development of R, reducing the percentage of individuals in which R appears.* That *grandiflora* also exerts an inhibitory effect in reducing the quantity of anthocyanin pigment produced in an individual, I shall show later.

Plant No. IV. 2 from culture $\frac{88}{11}$ (*rubricalyx* \times *grandiflora*) occurs in three 1912 families. In culture $\frac{59}{12}$ it yields almost exactly a 3 : 1 ratio; in culture 75, when crossed as pollen parent with its reciprocal, it produces a ratio approximating 3 : 1, but somewhat lower, the seed-parent (No. XII. 1) being evidently homozygous for *R*. A sensible reduction in the percentage of *R*'s in the cross may be accounted for by the fact that *grandiflora* (in a "diluted" form) has been introduced from both parents.

Thus far the results are all consistent with the interpretation given above. Let us now compare the results of the double-reciprocal crosses, sections V and VII of table III. In culture 72, when the same plant (No. IV. 2) mentioned in the last paragraph, is crossed as seed-parent, with its reciprocal (No. XVI. 2), which was presumably homozygous for *R*(¹), we get an unexpectedly great increase in the *R*'s, which appear in the ratio 11.4 : 1. This result alone is not explicable on the principle that "more *grandiflora*" in the parentage decreases the percentage of *R*'s. The explanation of the fact that (*rubricalyx* \times *grandiflora*) \times (*grandiflora* \times *rubricalyx*) gives a different ratio from (*grandiflora* \times *rubricalyx*) \times (*rubricalyx* \times *grandiflora*) is to be found in another principle. Of these double-reciprocal crosses, the former (Cult. 72), according to DE VRIES's results, should most resemble *rubricalyx* in its general characters, while the latter should be nearer *grandiflora*. The discussion of the foliage and other characters is deferred to a future section (*vide infra*, p. 253), but it may be pointed out here that if this principle is true it will account for the fact that the ratio is not depressed below the high value 11.4 : 1, for along with the *grandiflora* characters goes a depression in the ratio. In the other double-reciprocal cross (Cults. 75, 76, 77), in which the effect of the *grandiflora* grand-parents

(¹) Owing the limits of space and other causes it is impossible to carry out all the collateral experiments which are theoretically desirable. Thus the offspring of plants No. XVI. 2 and XII. 1 from self-pollination have not been grown, but it is quite safe to assume from the other evidence that both were homozygous for *R*.

should be more conspicuous, we have, as already pointed out, a depression of the $R:r$ ratio to $3.24:1$, which is not significantly different from $3:1$.

The first suggestion of Mendelians who examine these records will be that R is after all not a single unit-character, but that two or more independent "factors" for the same colour pattern are being independently distributed in the germ cells. This type of hypothesis, based on no evidence except the ratio obtained, has been adopted by a number of Mendelian workers, and it was indeed suggested to me to explain the variability in depth of colour, by one who was viewing some of my experiments.

NILSSON-EHLE (1909) formulated this hypothesis to explain the inheritance of red and white glumes in wheat, and I naturally attempted to apply it to my results. The hypothesis has been widely adopted by Mendelians, and has culminated in such absurdities as the suggestion of TAMMES (1911) that two or three "genes" (why not *genii*?) are required to open fully a capsule of flax!

The application of such an hypothesis to the inheritance of R in *rubricalyx* crosses is, apart from the inherent improbability that organisms are constituted as such an hypothesis assumes, rendered impossible in this case by each of three lines of evidence: (1) The origin of the character by a single sudden germinal change (*vide supra*, p. 217). (2) The $3:1$ ratio obtained in the F_2 offspring of the mutant and the approximately $1:1$ ratio obtained in both cases in crossing reciprocally with *grandiflora*, show that germ cells of the parent type and the new type were being produced in equal numbers. (3) The ratios obtained in the F_2 of the crosses with *grandiflora* are impossible on the Mendelian assumption of two or any other number of independent "factors" for red.

If two independent factors for R are at work, the dihybrid ratio $9:3:3:1$ becomes $15:1$, if three factors, the ratio of R to absence of R becomes $63:1$. But the ratios in table III (p. 235) are so remote from $15:1$, the nearest ratio, that any such theory falls totally to the ground. The simple hypothesis of degrees of prepotency in the germ cells of different individuals, while it may not have the appearance of making the whole phenomenon of the inheritance of R plain and easy, yet is at least in accord with all the actually observed facts. It moreover assumes that the difference between R and r is fundamentally quantitative and not qualitative. This is indeed, so far as I can judge, its chief advantage over the idea of fixed units, for the term prepotency in itself is of course not an explanation.

E. 3. The variability of the *rubricalyx* character, *R*.

From table III we have found that different (otherwise identical) individuals from the same cross are capable of producing *R* in different ratios, and that when crossed back with *grandiflora* the latter exerts a depressing effect on anthocyanin production. As already intimated, this not only reduces the percentage of *R*'s but also causes wide variations in the depth of red and, less frequently, even in the extent of the red colour pattern on the buds. Observations of this kind soon raise the practical question, What is a unit-character, and when does it cease to be such? In following the variability of such a character it soon becomes obvious that it cannot be considered apart from the organism as a whole.

Let us, therefore, consider the whole bud, in which the character *R* is most sharply developed. In doing so we discover that the character *R* has (1) a morphological and (2) a physiological aspect. Morphologically, the pigment is *definitely* distributed. In the vast majority of cases the hypanthium and the median ridge of the sepals are either definitely red throughout (*R*), or definitely green throughout (*r*), even when the colour is very pale. This definite pigment-distribution is doubtless closely wrapped up with the morphogenesis of the organism, and was used as the basis of bud classification. I have never found intermediates as regards *distribution* of pigment in the buds, either in pure or heterozygous *rubricalyx* or in F_1 crosses with *grandiflora*. But in (1) crosses between red and green buds of this F_1 , (2) occasional F_2 cultures, (3) green-budded segregates from such crosses in F_2 , and in (4) back-crosses with *grandiflora*, such intermediates do sometimes occur. In table IV the twenty cases found among 2794 plants of my 1912 cultures are tabulated. In the column "pigmentation of bud", the condition described was observed on all the buds of a plant at a given time. While the buds of all 20 plants were ranged, as will be observed, all the way between the typical *rubricalyx* and *rubrinervis* conditions as regards bud-pigmentation, yet in only two cases (marked *inter*) were they so perfectly intermediate that they could not be classified as *R* or *r*.

Contrasted with the *distribution* of pigment in *R*, which almost invariably displays itself as a presence or absence of anthocyanin in definite areas, is the *quantity* of pigment produced by any part of the plant. As far as one can judge (which is not a very safe criterion), *rubricalyx* appears to produce at least 5 or 6 times as much antho-

Table IV.
Intermediates between *R* and *r*.

Culture	Number of plant	Leaf formula ¹⁾	Pigmentation of bud	Recorded as
56	II. 11	ps	sepals <i>rubrinervis</i> 5 ⁽²⁾ + traces on hypanthium . .	<i>r</i>
57	I. 15	ps	sepals <i>rubrinervis</i> 7 + hypanthium half red	inter
58	II. 3	ps	<i>R</i> , sepals rather pale + hypanthium very pale with green streaks	<i>R</i>
58	II. 11	ps	sepals <i>R</i> + hypanthium pale with green streaks . .	<i>R</i>
58	I. 13	ps	sepals <i>R</i> , pale red + hypanthium half green	<i>R</i>
58	I. 17	ps	sepals <i>R</i> + hypanthium with green stripes	<i>R</i>
58	II. 17	ps	sepals <i>R</i> + hypanthium with green stripes	<i>R</i>
60	III. 8	ps	sepals <i>rubrinervis</i> 7, median ridges partly red partly green, + hypanthium green with red patches . .	inter
60	III. 10	ps	sepals <i>R</i> , weak red + scattered red on hypanthium	<i>R</i>
60	III. 13	ps	sepals <i>R</i> , weak red + scattered red on hypanthium	<i>R</i>
60	II. 18	ps	sepals <i>R</i> , weak red + scattered red on hypanthium	<i>R</i>
65	III. 7	$\frac{1}{2}$ p-s	sepals <i>rubrinervis</i> 7 + red steaks on hypanthium .	<i>r</i>
65	III. 12	bc	sepals <i>rubrinervis</i> 6 weak + red steaks on hypanthium	<i>r</i>
67	II. 3	ps	sepals <i>R</i> very pale + red streaks on hypanthium .	<i>R</i>
68	IV. 7	ps	sepals pale <i>rubrinervis</i> 7 + red median ridge + a little red on hypanthium	?
68	IV. 8	ps	nearly the same	<i>R</i> pale
68	IV. 9	ps	" " "	<i>R</i> "
68	III. 10	ps	" " "	<i>ru</i>
68	III. 12	ps	" " "	<i>R</i> pale
74	VI. 2	$\frac{3}{4}$ p-s	sepals <i>R</i> , median ridges red, rest of sepal in some flowers nearly green	<i>R</i>

cyanin as *rubrinervis*. In the F_1 crosses between *rubricalyx* and *grandiflora*, I did not observe that the buds were distinctly paler red than in *rubricalyx*, although it is very probable that less pigment was actually produced. In the F_2 from these crosses there was, however, considerable variation in the depth of red, and when the F_1 was crossed back with *grandiflora* there was a very marked reduction in the depth of shade, *i. e.*, in the amount of pigment produced, in all the buds.

(1) The formulae used in recording the leaf-characters are described in a subsequent section (*vide infra*, p. 254). *Ps* indicates foliage closely resembling or identical with *grandiflora*, *bc* with *rubricalyx*.

(2) These numbers refer to the width of the red stripes on the sepals of *rubrinervis*. (See GATES 1911b, plate 6.)

This difference in pigment-production extends to every part of the plant, though its external development in the buds affords the best criterion of the relative amount present in other organs.

Cross-sections of the capsules some time after fertilization showed clearly great differences in the amount of pigment produced. Thus in *rubricalyx* nearly the whole epidermis of the capsule was composed of cells filled with anthocyanin. There were also patches of red cells in the sub-epidermal parenchyma, and nearly all the cells of the nucellus were red. In the *R* hybrids with *grandiflora* this amount was so reduced that only patches of pink epidermal cells occurred, with scattered pink idioblasts in the sub-epidermal parenchyma, also in the vascular bundles of the capsule wall, and conspicuously in the chalaza. The individual pink cells evidently contained less anthocyanin than the darker red ones of *rubricalyx*.

It is then perfectly clear that, although *extent* of pigment on the buds behaves, with very few exceptions, as a definite unit-character, showing the phenomena of dominance and absence; yet the *amount* of pigment produced is very probably reduced to a half in the F_1 hybrids, and is certainly diluted very much (probably one-half) again on crossing back with *grandiflora*. It is difficult to get definite measurements of pigment-production, but it seems certain that this character is *quantitatively* inherited, and that each successive back-cross with *grandiflora* results in dilution while each back-cross with *rubricalyx* increases the concentration of the pigment. The cause of the definiteness of distribution of the pigment in the buds is a problem in morphogenesis.

F. Inheritance of the recessive unit-character, *t*.

It is most instructive to compare with the behaviour of the dominant character, *R*, that of the recessive character, *t*. By reference to pedigrees 1 and 2, it will be seen that in the cross *grandiflora* \times *rubricalyx*, dwarfing was brought in through the male parent, *rubricalyx*, while in the reciprocal it was also brought in through the male parent, *grandiflora*. Being recessive, the character only reappeared in F_2 in both cases. Out of the 29 F_2 families and back-crosses, dwarfs occurred in five as shown in the following table V.

Several interesting points appear from an examination of table V. In the first place, of the five F_2 families from *grandiflora* \times *rubricalyx*, two contained dwarfs. This is in accord with the Mendelian expectation that half the families would produce dwarfs. With the

Table V.

Number of 1912 culture	Number of F ₁ parent plant	Character of buds in parent F ₁ plant	Tall.	Dwarf.	Ratio
<i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i> , F ₂					
Cult. 53	XI. 9	green buds	60	22	2.73 : 1 ⁽¹⁾
" 54	I. 1	" "	23	50	1 : 2.17
<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i> , F ₂					
Cult. 60	X. 3	red buds	51	9 ⁽²⁾	5.67 : 1
" 66	VII. 5	green buds	70	10	7 : 1
			121	19	6.37 : 1

(*grandiflora* × *rubricalyx*) × (*rubricalyx* × *grandiflora*).

Cult. 77 | XI. 9 × VII. 5 | green buds × green buds | 45 | 8 | 5.6 : 1

reciprocal cross the conditions are quite different, only two F₂ families out of nine containing dwarfs. This result would also be expected from the fact that the parent, *grandiflora*, which introduced dwarfism into the cross, only produced dwarfs in the ratio of 7.6 : 1. The actual ratio of *T* and *t* in three of these four families (Cults. 53, 66, 60, see table V) and also in the double reciprocal cross (Cult. 77) which contained dwarfs, are in full accord with the expectation based on these facts. Thus the two families from *rubricalyx* × *grandiflora* give *T* : *t* ratios which are not significantly different from each other and whose average, 6.37 : 1, is not very different from the ratio 7.6 : 1 in the *grandiflora* grandparent. The ratio obtained in families 60 and 66 are therefore explicable on the simple hypothesis that *the tendency to produce dwarfs in about the ratio of 1 in 8 is inherited from generation to generation*. But it is wholly inexplicable on the Mendelian hypothesis. Still more so is the ratio of practically 2 dwarfs to 1 tall, obtained in Cult. 54. Mendelians who cling to the conception of fixed and unalterable units can only fall back upon "reversed dominance" or some equally fantastic hypothesis. But if, as we have shown to be the case with the character *R*, different individuals exhibit different degrees of prepotency, then even a wide fluctuation in the percentage

(¹) The ratios in cults. 53 and 54 are significantly different, such divergence occupying only once in 3000000 times. But cults. 60 and 66 are not significantly different.

(²) In Table III the total number of plants catalogued in this culture is 50. The remaining 10 include the 9 dwarfs and 1 intermediate in pigmentation.

derived from certain individuals need not be a matter of great surprise. In any case, the ratios from cults. 53 and 54, which are widely different, being respectively about 3 : 1 and 3 : 6, should be alike according to Mendelian theory⁽¹⁾.

Cult. 77 furnished further evidence that each individual displays a certain degree of prepotency, *i. e.*, is capable of producing dwarfs in a certain ratio. This culture is derived from a cross between the two individuals (Nos. XI. 9 and VII. 5) which were selfed in Cults. 53 and 66 respectively. Now the ratio $T : t$ for the two Cultures 60 and 66, together with the ratio 38 : 5 of the *grandiflora* grandparent (all of which should be alike on my hypothesis), is 159 : 24. If this be added to the ratio 60 : 22 of culture 53 (the other parent) we get a total of 219 : 46, giving the ratio 4.76 : 1, which is not very far from the observed ratio 5.6 : 1. Though the numbers are small, we can at least see that the results are in accord with my hypothesis, while they are apparently impossible on the Mendelian basis. Moreover it has never been claimed, so far as I am aware, that dwarfing as a unit-character ever depends upon more "factors" than one. The wide variation in prepotency with regard to R , is also found in the case of T . The two series of results are thus consistent with and help to explain each other.

Regarding the external appearance of the dwarfs, the following facts are important. (1) Their characters were the same in all the cultures, all belonging to one very characteristic type, though they varied greatly in width of leaf, even on the same plant. They agreed entirely in habit, reaching a maximum height of about 80 cm, while the tallts reached over 120 cm. The dwarfs were very peculiar in

(¹) The results obtained by DE VRIES (1908) in his *nanella* crosses may perhaps be explained by assuming different degrees of prepotency to exist in different classes of germ cells. Thus he found that *muricata* \times *nanella* gives the twin types *laeta* and *velutina* in F_1 , and that both these types are heterozygous as regards their egg cells but homozygous in their pollen, the *velutina* pollen when crossed back with *nanella* giving only dwarfs. *Laeta* pollen, when crossed back with *nanella*, also gave only dwarfs, but *laeta* when self-pollinated gave only tallts, though *velutina* self-pollinated produced about 60% dwarfs and 30% tallts. This behaviour of *laeta* is paradoxical if we consider it in terms of the distribution of fixed and unchangeable units T and t , for with this symbolism, in crosses with *nanella* t is dominant over T , while in selfing *laeta* T is dominant over t . But if we assume that the difference between dwarfing and tallness has a quantitative basis, and that *laeta* pollen is germinally intermediate between these two conditions, then the paradox disappears. For in *nanella* \times *laeta* pollen the algebraic sum = dwarfs, because insufficient to produce tallts, while in *laeta* dwarf egg cells \times *laeta* pollen the algebraic sum is on the side of the tallts.

growth (see fig. 15). While the main stem was still short a circle of side branches was formed in all cases, the branches growing directly upwards until they reach nearly the height of the main stem. The latter then shoots up again, so that the largest dwarfs are sometimes nearly as high as some of the tall. But the internodes are always short. Fig. 16 is from a photograph taken September 26, when in full bloom.

The dwarfs have a type of foliage of their own, quite different from any of the tall, so it is quite impossible to say what relation it bears to either parent type of foliage, except that it is very different from both, though in many features intermediate. The plants are wholly different from pure *O. nanella* grown under the same conditions. The latter is very small and stunted, usually unbranched, and more or less obviously diseased. Intermediate between the two as regards size and branching are the dwarfs derived in F_2 from *rubrinervis* \times *nanella*.

This culture, $\frac{176}{12}$ (see pedigree 1), yielded 10 of these dwarfs to 32 *rubrinervis*. It seems probable that the better health of the extracted dwarfs is due to the failure of disease-producing bacteria to be transmitted through the cross. The production of short internodes is a unit-difference, quite independent of disease-inheritance. The dwarfs of culture 176 also differed from those in the *grandiflora-rubricalyx* crosses, in having more crinkled leaves and less brittle stems. The stems of the latter were so remarkably brittle that when struck a blow they would break squarely across almost as though cut with a knife.

Thus it appears that the dwarf character is the same whether derived from the *rubricalyx* or the *grandiflora* grandparent, but is inherited in different ratios, which in the latter case agree fairly well with that from selfed offspring from the grand-parental plant. The essential feature of the dwarf is the development of short internodes, but along with this goes a peculiar habit of branching, extremely brittle stems, and other changes.

G. Other bud characters.

The main morphological differences between the buds of *grandiflora* and *rubricalyx* have already been pointed out (*vide supra*, p. 227) and in section E 2 the inheritance of the pigment difference, *R*, was described. It now remains to consider the inheritance of the morphological bud differences, which are the same as those distinguishing *grandiflora* and *rubrinervis*, for in the absence of the pigmentation-character *R*, *rubricalyx* becomes *rubrinervis*.

We have seen that, judged morphologically, *i. e.* as regards the extent of the colour pattern on the buds, the character *R* is dominant, but judged physiologically, *i. e.* as regards the quantity of anthocyanin produced by the plant, this character is usually at least, and probably always intermediate between the parents, though not necessarily always an *exact* intermediate. We have further found that back-crossing with *grandiflora* and *rubricalyx* greatly decreases the depth of pigmentation in the former case and increases it in the latter. The result is that the



Fig. 15. Dwarf type in *grandiflora* \times *rubricalyx*, F_2 .

depth of colour is inherited in a quantitative manner, and is not a simple matter of presence or absence.

But the organism as a whole is still more intimately connected with the development and variations of this pigment character. In a previous paper (GATES, 1911 b, pl. 6.) I used numbers 1—7 to denote the various degrees of pigment development in the buds of *rubrinervis*. In that paper it was shown that these stages form a series which is absolutely continuous, while a wide gap exists between the extreme stage, 7, and *rubricalyx*. In the present paper (see table III, p. 236)

ru stands for a *rubrinervis* bud, *i. e.* one which is roughly quadrangular in shape, bearing long muricate hairs, and rather short sepal tips, but without the red hypanthium and sepal ridges of *rubricalyx*, hence a relatively green bud. The numbers added in several cases refer to the numbers in the bud-colour series of the coloured plate mentioned above. Similarly, *gr* in table III refers to a *grandiflora* type of bud, *i. e.* one which is rounded in shape, and glabrous or bearing only a soft, short type of pubescence.



Fig. 16. Dwarf type in bloom.

It must first be explained that there is no sharp alternation between these two types of buds. As already mentioned (p. 233), the F_1 buds are intermediate in shape and pubescence; but in the F_2 every conceivable intergrade between the parent types exists⁽¹⁾. This con-

(1) This fact is made still more obvious by such cases as the following: In plant No. IV. 4 of cult. 66, the main stem bore buds which were stout, somewhat rounded,

dition is all the more evident because in another series of crosses, not here described, between *Lamarckiana* and a different race of *grandiflora*, there is in many cases rather sharp alternation, even in F_1 , between the *grandiflora* and the *Lamarckiana* types of bud.

Referring again to table III (p. 235), in the F_2 families from *grandiflora* \times *rubricalyx* there was no segregation as regards either shape or pubescence, but a completely blended condition.

The same is true of the reciprocal cross, the fact being specially noted in cultures 55 and 61 that *ru* buds, *i. e.*, *r* buds which are as squarish and pubescent as *rubrinervis*, did not occur. The exact bud characters of many of the plants were catalogued, so far as this could be done by using simple descriptive formulae. In these F_2 cultures very few if any buds were completely like either parent, and the terms *ru* and *gr* of table III mean only "resembling *rubrinervis* or *grandiflora*". The ratios, therefore, in section II B and II C of the table have no definite significance and the same is true of the ratio *ru* : *gr* in section II D.

In back-crossing with *grandiflora* a new and interesting phenomenon appears, namely spotting of the sepals with red. To attempt to account for this by a latent "spotting factor" would, I believe, be wholly unjustified. It has been found that in various organisms, when the first cross between different coloured races (*e. g.* whites and negroes) is crossed back with either pure race, piebaldism, or a tendency for the pigment to be unequally distributed in patches, not infrequently makes its appearance. I think undoubtedly the spotting of the sepals in (*rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *grandiflora*, which occurred in all the *r* buds of cult. 67, is a comparable phenomenon.

The spotting of the sepals is of course not sharply separated from a condition in which a small amount of pigment is found along the median ridges of the sepals. The spotted (*gs*) buds do not occur in all families of (*rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *grandiflora*. They were specially noted as absent from Cult. 68, but this point was not observed in Cult. 71 which bloomed very late. In Cult. 69 the buds could not be classified, but they varied from *gr* 1 (*i. e.*, *grandiflora* bud with a

colour pattern of sepals 3 to 5, long hairs on the sepals $\frac{n}{4}$ (*i. e.* about one-quarter the number in *rubrinervis*) while two of the side branches bore buds which were slender, rounded, and with marginal red streaks on the sepals (*i. e.*, like *grandiflora*), but with $\frac{n}{2}$ long hairs.

little red along the median ridges) to *gs* (spotted) and *ru* 5 (*rubrinervis* with colour pattern 5). Spotting did not appear conspicuously in the other families.

H. Foliage characters.

The foliage, like the bud characters, is blended in F_1 , and in F_2 shows every possible stage of intergradation between the two parents. In many of the F_2 families the rosettes appeared at one time to be



Fig. 17. *Grandiflora* \times *rubricalyx*, F_2 . Foliage $\frac{b}{2} - b \cdot \frac{c}{4}$.

classifiable into (1) those having red spots on the leaves, and (2) those without red spots. No doubt the former are nearer *grandiflora* than the latter, but as the plants developed, any such sharp division into classes became impossible and they were seen to form a continuous series as regards their foliage.

In the full-grown plants the upper stem-leaves and the lower bracts are very different in the two parent types (see table 1, p. 227). In *grandiflora* they are thin, smooth, light green, and pointed at base.

In *rubricalyx* they are thicker, crinkled, darker green, and sessile or aurate at base. But since all these characters change gradually in passing up the stem, the determination of the position occupied by any F_2 plant in comparison with its parents becomes a very complex matter. I devoted much time to the study of these foliage characters, and devised a system of recording them as regards (a) their broad or narrow base, and (b) their smooth or crinkled surface. It would not be expected that such characters would behave as units, and in fact every degree of both the characters crinkling and broad base is



Fig. 18. *Grandiflora* \times *rubricalyx*, F_2 . Foliage p—b • s.

represented in F_2 plants. I made use of the following symbols: p = pointed base, b = broad base, s = smooth, c = crinkled, and fractions of these for intermediate conditions. This method applied, for example, to Cult. 49 gave 80 ps plants, *i. e.*, plants with foliage rather closely resembling *grandiflora*; only 1 bc plant closely like *rubricalyx*; 3 bs plants having leaves with rather broad bases and uncrinkled; and 4 pc plants having rather pointed leaves and considerable crinkling. But it must not be supposed that any of these classes were uniform among themselves, and the remaining 69 plants represented every condition of intermediacy. These figures merely show that *grandiflora*

had a predominating influence on the offspring in this culture. In other families the proportion of *bc* plants was usually somewhat larger. In the whole series of F_2 families scarcely one individual exactly corresponded with *rubricalyx* in foliage, and very few agreed wholly with *grandiflora*.

In such cases the conception of unit-characters breaks down utterly, and any possible system of symbols fails to represent the facts. The leaves on the same stem may pass from smooth to crinkled and back to smooth, also from broad to narrow or narrow to broad. No real classification of the characters is possible, and it becomes absurd to suppose that "factors" exist for such characters as broad leaf-base or amount of crinkling.

The variation in foliage is much too great to illustrate fully by photographs, but figs. 17 and 18, taken July 23rd represent two plants (Nos. 48 II. 7 and 49 I. 1) from the F_2 of *grandiflora* \times *rubricalyx*, while fig. 19 shows a third plant (No. 49. VII. 19) later in the season (Sept. 26). The foliage of these three plants was recorded on Aug. 8th, as respectively $\frac{b}{2} - b \cdot \frac{c}{4}$, $p - b.s$, and $p.s$; that is, in the first case the leaves varied from half as broad to nearly as broad at base as *rubricalyx*, while the crinkling was about one-quarter as great as in *rubricalyx* (cf. fig. 17); in the second case, the foliage varied from pointed at base in the lower stem-leaves to broad in the upper ones, nearly free from crinkling (cf. fig. 18). The third plant, which was recorded as $p.s$ from its earlier stem-leaves, is obviously (cf. fig. 19) producing much-crinkled bracts at the end of the season.



Fig. 19. *Grandiflora* \times *rubricalyx*, F_2 .
Foliage $p.s$.

Fig. 20 shows a plant (No. 57. I. 2) from the F_2 of *rubricalyx* \times *grandiflora*. It was recorded as nearly $p.s$, but there are obvious signs

of crinkling in the upper bracts. Fig. 21 is from (*rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *rubricalyx*, (No. 70. III. 1), a cross which yields offspring much nearer *rubricalyx* than *grandiflora*, though never identical with the former except perhaps in a few cases. The plant in fig. 21 was recorded as $\frac{b}{2} \cdot \frac{c}{4}$, but its whole appearance is very similar to *rubricalyx* (cf. fig. 10). Figs. 22 and 23 are from (*rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *grandiflora*, giving offspring which are midway between these parents. In fig. 22 (plant No. 71. IV. 3) photographed July 23, buds had not yet begun to appear, but the foliage closely resembles *grandiflora* (cf. fig. 4) and was recorded (Aug. 19) as *ps*. Fig. 23 (plant No. 71. V. 1), taken Aug. 27, shows similar foliage (recorded as *ps* Aug. 19), but the later leaves have indications of crinkling. The great majority from this cross are midway between *rubricalyx* \times *grandiflora* and pure *grandiflora*.

When the F_1 from *grandiflora* \times *rubricalyx* or its reciprocal is crossed back with *grandiflora* (Cults. 67, 68, 69, 71, 73, 74, 78) a new blended type of foliage appears, (figs. 22, 23) which is about three-quarters *grandiflora* and one-quarter *rubricalyx*, although these plants again are by no means uniform. Moreover, in *ps* plants the *upper* bracts usually begin to be broader at base and somewhat crinkled, showing the *rubricalyx* influence. And in several of these families, notably No. 78, the leaves on many plants bear large yellow blotches. It is not obvious what the significance of this conspicuous feature may be.

In the same manner, when *rubricalyx* \times *grandiflora* is crossed back with *rubricalyx* (Cult. 70, fig. 21), the majority of the offspring were intermediate between the F_1 hybrid and *rubricalyx*. Six plants were almost identical with the latter (*bc*), though one was nearly *ps*. Blending and variation are the only conceptions applicable to these results. The idea of fixed units undergoing segregation and recombination completely breaks down.

I. Inheritance of time of flowering.

I have referred elsewhere (p. 216 and GATES, 1913c) to the striking physiological differences between *grandiflora* and *rubricalyx*. These differences also are inherited in intermediate or blended fashion. When grown in this climate as an annual, *grandiflora* differs from *rubricalyx* in two respects; (1) the rosette stage is more evanescent and stem-formation begins earlier, (2) blooming is delayed until much later. These differences come out in a peculiar way in some of the hybrids.

In all the F_2 hybrids in 1912, the time of forming stems was intermediate between that of the original parents. Thus my *grandiflora* culture of that year (221 plants) had already formed tall, slender stems by May 25th, while of the *rubricalyx* culture (200 plants) only one in eight had begun to form stems by June 22.

In the F_2 hybrids (17 families, table III), nearly all had formed stems about 18 inches high by June 14th. In 7 families in which the



Fig. 20. *Rubricalyx* \times *grandiflora*, F_2 . Foliage p. s.

F_1 of *grandiflora* \times *rubricalyx* or the reciprocal was crossed back with *grandiflora*, the time of stem-formation was not observed to be markedly different from that of the F_2 cultures.

The time of blooming of *rubricalyx* was unfortunately not recorded. The *grandiflora* plants, notwithstanding their luxuriant growth, failed to produce flowers or buds, with the exception of two plants which began to bloom about the end of September. The F_2 families from

the reciprocal crosses were all in bloom by the end of July. In the 7 families derived from back-crossing with *grandiflora* (table III), different families gave different results. The families are determined as "early" or "late" according to the number of plants in bloom on or about August 1st. Thus in cults. 68 and 69, from (*rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *grandiflora*, nearly all the plants were in bloom by



Fig. 21. (*Rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *rubricalyx*,

$$\text{Folige } \frac{b}{2} \cdot \frac{c}{4}.$$

that date, and these families therefore bloomed as early as the F₂ offspring from the original crosses. Two other back-crosses of the same series (cultures 67 and 71) bloomed decidedly later, having less than half their plants in bloom by August 1st. These were characterized as "late". Three families (cults. 73, 74 and 78) from (*grandiflora* \times *rubricalyx*) \times *grandiflora* were "very late", the majority of the plants not beginning to flower until September, though all

finally came into bloom. Treated as a population, it is clear that in the last three families the time of blooming was intermediate between that of *grandiflora* \times *rubricalyx* and pure *grandiflora*. The earliest plants to bloom in these three families were much later than any plants in the F_2 cultures. There is therefore obviously no "segregation" here. The meaning of the early blooming of families



Fig. 22. (*Rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *grandiflora*. Foliage p. s.

68 and 69 is unknown. In the complex physiology of flower-production many conflicting environmental influences must be at work. When *rubricalyx* \times *grandiflora* is crossed back with *rubricalyx* (Cult. 70), the offspring bloom rather earlier than the F_2 families, again showing intermediacy of behaviour.

The double-reciprocal crosses are also of interest as regards time of blooming. Thus (*rubricalyx* \times *grandiflora*) \times (*grandiflora* \times *rubricalyx*)

Table VI.

Inheritance of time of stem-formation and time of flowering.

Family	Time of stem-formation	Time of flowering
<i>grandiflora</i>	Tall stems by May 25.	2 plants in 221 began blooming, end of Sept.
<i>rubricalyx</i>	1 in 8 forming stems June 22.	Not recorded, but fairly early in flowering.
<i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i> , F_1	Intermediate.	Intermediate.
<i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i> , F_1	Intermediate, earlier than the reciprocal.	Intermediate, earlier than the reciprocal.
<i>grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i> , F_2 } <i>rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i> , F_2 }	Mostly beginning to form stems by May 18.	All in bloom by Aug. 1.
<i>(grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i>) × <i>grandiflora</i>	Not markedly different from F_2 families.	Cult. 73. 40 in bud ⁽¹⁾ : 23 without buds, Aug. 19.
<i>(rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>) × <i>grandiflora</i>	Not markedly different from F_2 families.	Cult. 74. 83 in bud: 66 without buds, Aug. 22. Cult. 78. Same as above.
<i>(rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>) × <i>rubricalyx</i>	Nearly all formed stems by June 14.	Cults. 68, 69, early as F_2 families.
<i>(rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>) × <i>(grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i>)	Mostly 18 in. high by June 14.	Cult. 67. 124 in bud: 10 without buds, Aug. 17.
<i>(grandiflora</i> × <i>rubricalyx</i>) × <i>(rubricalyx</i> × <i>grandiflora</i>)	7 rosettes resembling <i>rubricalyx</i> , June 14. Other cults. the same.	All in flower or bud by Aug. 1.
		All in bud by Aug. 1.
		Cult. 75. 105 in bud: 21 without buds, Aug. 3.
		Cult. 76. 40 in bud: 8 without buds, Aug. 3.

(1) By "in bud" is meant having buds large enough to determine their pigmentation characters with certainty. Similarly, "without buds" includes all plants with buds too young for this purpose on the date mentioned.

(Cult. 72), is early like the "outside grand-parents", *rubricalyx*. On the other hand (*grandiflora* \times *rubricalyx*) \times (*rubricalyx* \times *grandiflora*) (Cults. 75, 76, 77) is late in blooming, but earlier than (*grandiflora* \times *rubricalyx*) \times *grandiflora*, about four-fifths of the plants coming into flower in the beginning of August. These facts are in harmony with the results of other double-reciprocal crosses, as will be explained in the next section.



Fig. 23. (*Rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *grandiflora*. Foliage p. s. narrow.

These various differences in time of forming stems and time of flowering are systematically expressed in Table VI.

J. Double reciprocal crosses.

In a series of crosses between *O. biennis* L. and *O. muricata* L., DE VRIES (1911) obtained results which may be concisely expressed in the following table (VII), using B for *biennis* and M for *muricata*:

Table VII.

Parents	Result	Cross.
$B \times M =$	(B) M, i. e., a uniform, patroclinous F ₁ . . .	F ₁
$M \times B =$	(M) B, i. e., " " " " " " . . .	F ₁
$M \times (M \times B) =$	(M) B, i. e., a race like the hybrid parent . .	iterative
$(B \times M) \times M =$	(B) M, i. e., " " " " " " . . .	"
$(M \times B) \times B =$	(M) B, i. e., " " " " " " . . .	"
$B \times (B \times M) =$	(B) M, i. e., " " " " " " . . .	"
$(B \times M) \times B =$	B, i. e., biennis, identical with the "outside" grandparents	sesqui- reciprocal
$(M \times B) \times M =$	M, i. e., muricata, identical with the "outside" grandparents	sesqui- reciprocal
$(B \times M) \times (M \times B) =$	B, i. e., biennis, identical with the "outside" grandparents	double- reciprocal
$(M \times B) \times (B \times M) =$	M, i. e., muricata, identical with the "outside" grandparents	double- reciprocal

Hence the F₁ was always patroclinous; while the four iterative hybrids obtained by crossing back F₁ with one of the original parents in the manner shown above gave in each case a result like the hybrid parent in the cross; the two sesquiprocal hybrids gave offspring like the "outside" grandparents of the formula; as did also the two double reciprocal hybrids.

We may now compare the data of DE VRIES with the results of corresponding crosses between *grandiflora* and *rubricalyx*. Representing the species by their initial letters G and R, and considering all other characters except the two unit-characters R and T, we have

Table VIII.

$G \times R^{(1)} =$	Uniform F ₁ , patroclinous as regards physiological characters, more nearly intermediate as regards morphological ⁽²⁾ characters. (<i>Vide supra</i> , p. 228). Cults. 48, 49, 50, 53, 54 in 1912.
$R \times G =$	Uniform F ₁ , patroclinous as regards physiological characters, more nearly intermediate as regards morphological ⁽²⁾ characters. (<i>Vide supra</i> , p. 228). Cults. 55, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66 in 1912.

(1) The use of R in this table for the sake of brevity to denote *rubricalyx* as a whole, and therefore all its characters, must not be confused with its use in the remainder of the paper to denote only the unit-character difference between *rubricalyx* and *rubrinervis*.

(2) The quality of intermediateness in foliage and habit is peculiarly difficult to estimate in crosses where the parent species differ so widely from each other. In considering the foliage of the F₂ families as a whole, both reciprocal crosses were distinctly intermediate, but I should say that each was also distinctly nearer the male parent.

Table VIII (contd.)

$(G \times R) \times G =$	A fairly uniform type, intermediate between <i>grandiflora</i> \times <i>rubricalyx</i> and pure <i>grandiflora</i> , both in foliage and in time of blooming. Cults. 73, 74, 78.
$(R \times G) \times G =$	Much more variable, both in foliage and time of blooming; but taken as a population, distinctly intermediate between <i>rubricalyx</i> \times <i>grandiflora</i> , and pure <i>grandiflora</i> . Cults. 67, 68, 69, 71.
$(R \times G) \times R =$	Foliage for the most part intermediate between <i>rubricalyx</i> \times <i>grandiflora</i> and <i>rubricalyx</i> . The same is probably true of the time of blooming, which is not, however, recorded. Cult. 70.
$(G \times R) \times (R \times G) =$	Foliage characters very variable though nearer <i>grandiflora</i> ; time of blooming intermediate between $(G \times R) \times R$ and $(G \times R) F_2$, i. e., late. Cults. 75, 76, 77. (See table VI.)
$(R \times G) \times (G \times R) =$	Foliage characters variable, but much nearer <i>rubricalyx</i> than <i>grandiflora</i> . Time of blooming early, about same as $(R \times G) \times R$. Cult. 72.

A comparison of tables VII and VIII shows that the results of the two series of crosses agree more or less in F_1 , though the *biennis-muricata* crosses are more strongly patroclinous. When the F_1 families of the *grandiflora-rubricalyx* crosses are crossed back with the parents however, a distinct difference appears. For while, e. g., $(B \times M) \times B$ is found to give pure *biennis*, $(G \times R) \times G$, produced a type which is again intermediate between *grandiflora* \times *rubricalyx* and pure *grandiflora* both as regards the foliage characters and the time of blooming. There is decidedly *not* segregation in the population as a whole, but blending and fractionating of characters. A new blended type is produced, which did not exist previous to the cross $(G \times R) \times G$. The same is true of $(R \times G) \times R$ and $(R \times G) \times G$, though these furnish some evidence of variability or segregation in foliage characters. Certainly $(R \times G) \times R$ does not give pure *R* but a new type which is for the most part intermediate between $R \times G$ and *R*. Also $(R \times G) \times G$ gives not $R \times G$ but a type midway between $R \times G$ and *G*. Again, the double reciprocal crosses in the *grandiflora-rubricalyx* series show no tendency to produce in one case only pure *grandiflora* and in the other *rubricalyx*, but there is rather a widely variable series of forms just as in the F_2 of the original crosses.

GOLDSCHMIDT (1912) has obtained some evidence indicating that the *biennis-muricata* crosses may exhibit merogony, the male nucleus in each case entering the cytoplasm of the egg cell and developing an embryo while the egg nucleus degenerates. If this result is confirmed it will explain why the double-reciprocal crosses revert to the "outside"

grandparents and also why complete reversion occurs in crossing back with one parent⁽¹⁾. The absence of merogony from the *grandiflora-rubricalyx* crosses would also account for the differences in behaviour from the *biennis-muricata* series, for in the former the double-reciprocal crosses exhibit no marked tendency to revert to either grandparent, and in the back-crosses a new secondary-intermediate condition arises. The double-reciprocal crosses of DE VRIES are therefore not of general application, and in the back-crosses of the *grandiflora-rubricalyx* series, fractionation of characters rather than reversion occurs. The Mendelian conception of fixed units is here again totally inapplicable, as we have already seen in the case of the foliage, physiological and bud characters.

K. The occurrence of Mutations.

The previous sections of this paper have been devoted to a description of the hybrids between *grandiflora* and *rubricalyx*, and a comparison of their characters with those of the original parents. In the introduction I mentioned that these hybrid families also show that mutation is a process independent of mere hybrid combinations, and a portion of the evidence for that statement will be found in this section. The following table (IX) gives a list of the mutants in my 1912 cultures of these hybrids:

Table IX.
Mutations occurring in the 1912 hybrid families.

Cult.	No. of plant	Mutation.
49	VIII. 10	Mutant(?) teratological.
50	I. 8	Same as last, but small and poorly developed.
50	II. 3	<i>Lata</i> -like, leaves crinkled, many somewhat sickle-shaped; plant small.
50	III. 13	Leaves sickle-shaped; pathological?
50	VI. 6	Plant small, with very narrow, imperfectly developed leaves.
53	II. 7	Near <i>semilata grandiflora</i> (see fig. 25).
60	I. 20	<i>Lata rubricalyx</i> .
60	I. 13	Same as last; died in July.
62	I. 7	<i>Semilata grandiflora</i> .
67	II. 6	Leaves very narrow and linear. Pathological? (See fig. 24.)

⁽¹⁾ RENNER (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. 31 1913, S. 334—335) has since repeated the work however, and finds no evidence of merogony.

The first plant in the above table is interesting as being obviously teratological. The plant was very tall and stout, its leaves very long, somewhat crinkled and broad at base (hence resembling *rubricalyx*), buds R. The anthers were nearly empty of pollen, and the capsules relatively long and slender. But the most striking feature was that every leaf axil bore two buds, one small and abortive, the other large and well developed. The abortive bud lay in each case in the angle between the large flower and the leaf. The prominent petiole of the latter was continued as a ridge down the stem, which was thus deeply grooved. This plant resembles in some features one described elsewhere (GATES 1913 a, p. 30) in a culture of *rubricalyx*.

The third and fourth plants in the table had sickle-shaped leaves similar to those described elsewhere (GATES 1913 a, p. 25, fig. 12), and they are quite probably pathological.

Two plants (No. 53. II. 7 and 62. I. 7) combined the *grandiflora* type of foliage with that of the de Vriesian mutant *semilata*. Two branches from the first plant are reproduced in fig. 25 and show clearly the character of the foliage. The leaves were light green, slightly crinkled, rather broadly elliptical, the buds rather stout but without long hairs, the anthers producing pollen. These plants were wholly unlike any others in the hybrid series, and obviously resembled the *semilata* mutant from *Lamarckiana*, combining with it, however, certain *grandiflora* features. Their chromosomes have not been examined, but they probably contained 15 instead of 14 (*vide infra*).

Plant no. 67. II. 6 was strikingly aberrant, as shown by fig. 24. Its early rosette leaves were normal in appearance; then it suddenly changed its development, producing very narrowly linear, fleshy leaves, speckled with yellow and not quite healthy in appearance. But it grew vigorously and at the end of the season began to form normal buds.

In addition to the plants mentioned in table IX, four other more or less aberrant individuals occurred in these hybrids, including a plant in which one flower was not only heptamerous (7 sepals, 7 petals, 14 stamens, 10 stigma lobes) but possessed a short style (like *biennis*) so that the anthers touched the base of the stigma. Taken all together, these cases show that there is no sharp line between variations, mutations and teratological malformations.

Lata rubricalyx: — The most interesting of the mutations in these hybrid cultures combined the foliage of the de Vriesian mutant *lata* with the pigmentation of *rubricalyx*. Two of these plants (Nos. I. 13 and I. 20) occurred in Cult. 60 (*rubricalyx* × *grandiflora*, F₂) but the

former died before reaching maturity. The appearance of two such plants is crucial, and is in itself amply sufficient to prove that mutation is a process independent of hybrid recombinations. The plant (No. 1. 20) which survived was first recognised as a *lata* rosette on May 18th. A month later stem-formation had begun, and the leaves were now recognised as very similar to certain pollen-producing *lata* plants from Lancashire (see GATES 1913 a, p. 45, fig. 44), but unfortunately a photograph was not secured. When fully developed, the main features were as follows: Stem more or less weak and decumbent (*lata*); leaf midribs pink (*rubricalyx*), lower leaves nearly smooth (*semilata*) with obtuse rounded points, upper leaves much crinkled (*lata*), broad pointed; buds *R* (*rubricalyx*) but pale red, stout but conical, anthers producing pollen (*semilata*); capsules very large and stout and filled with seeds. The relatively huge size of the capsules (50 mm in length and 10 mm in width at base), is the most striking feature distinguishing this plant from *semilata*. In *lata* the capsules are very short (19—24 mm) owing to a great amount of sterility in the ovules (see GATES 1913 b, p. 126), but in this plant the capsules were both longer and stouter even than in *Lamarckiana*, showing that the ovular sterility has in some way been overcome.



Fig. 24. Mutant from (*rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *grandiflora*.

As regards the origin of this plant, the structure of the nuclei furnishes very definite evidence. In a paper now in the press, Miss NESTA THOMAS and myself will show that in a number of plants which combine *lata* or *semilata* foliage with various pigment or flower characters, the number of chromosomes is 15. We have found this to be true of the *lata rubricalyx* individual above-described. Obviously, then, the extra chromosome determines, or at any rate is concomitant

with, the *lata* foliage and the semi-decumbent habit; and this may be combined with various other characters derived by inheritance from either parent. In the case of the *lata rubricalyx* plant, one of the germ cells from which it originated contained 8 chromosomes, and one or both bore the character *R*. I have shown (GATES, 1908) that pollen grains containing 8 chromosomes are actually produced occa-



Fig. 25. *Semilata* mutant from *grandiflora* \times *rubricalyx*, F_2 .

sionally in *Oenothera*. Doubtless the same process also occurs occasionally in the megaspores.

It is, therefore, obvious that the process by which *O. lata* originates from any *Oenothera* having 14 chromosomes, is entirely distinct and independent of the regular redistribution of characters after crossing. Both processes may even occur in the same germ cell, as in the case of *lata rubricalyx*. The production of such mutants as *lata*, is concerned with irregularities in the meiotic process, by which a new chromosome group arises. If, on the other hand, Mendelian

and other characters are redistributed regularly during meiosis, then we may look upon hybrid recombinations as the result of the meiotic processes *regularly* carried through, while mutations result from irregular or *exceptional* divisions, *i. e.*, germinal changes, either during meiosis, or, in some cases, at other stages in the life cycle.

We are thus able for the first time to show that a definite and sharp distinction exists between these two independant classes of phenomena. Of course in one sense it might be said that *lata*, *e. g.*, is "latent" in all the 14-chromosome forms from which it may appear. But this becomes mere verbiage in the light of the actual facts as to how the new chromosome-number and the coincident external characters arise.

The cytological details regarding *lata rubricalyx* will be published elsewhere. I am also growing the offspring of this plant as well as the progeny from several crosses, and the results promise to be of great interest.

III. Discussion.

The neo-Mendelian school have over-emphasized the notion that the "characters" of organisms are mutually independent, to the exclusion of the view that they are in varying degrees dependent upon each other for the manner of their expression in the organism. But I believe that any sufficiently detailed study of any unit-character in its development and inheritance, will show that this extreme view of character-independence is untenable. The current Mendelian supposition that unit-characters can be shuffled and redistributed quite independently of the organisms as a whole in which those characters are exhibited and in which they develop, is biologically and physiologically unsound.

The great biological problems of phylogeny and ontogeny are inextricably interwoven, and an understanding of individual development is a prime necessity for the comprehension of phylogenetic problems. This is generally recognised in the fields of embryology and morphogenesis, but the assertions of the neo-Mendelian school regarding the independence of unit-factors in development necessitates a re-emphasis on the fact that after all the individual organism is the real unit, from the fertilized egg onwards. To speak of the existence of independent unit-characters within the organism requires an abstraction which never occurs in actual living beings. Who ever saw a so-called unit-character, except as a part of some organism?

In breeding plants and animals it is possible to see the residuum left when a given unit-character is "removed", and on this fact indeed

is based the Mendelian conception of unit-characters. But it is not possible really to isolate a unit-character from an organism as we may isolate an element from a compound, so that in this respect the comparison between unit-characters and chemical compounds breaks down.

But from another point of view there is a resemblance between chemical compounds and hybrid characters which has been almost entirely neglected in the recent literature. I refer to the fact that when elements unite to form compounds or when compounds exchange their atomic groups to form new bodies, the latter possess new and often unexpected physical and chemical properties, which can only be predicted from a knowledge of the results of analogous reactions, and not *a priori* from the properties of the combining elements themselves. The probability that organisms when crossed will frequently show corresponding phenomena, Mendelians have entirely ignored or overlooked. But the intimate study of any unit-character enforces the fact that it comes into expression as the resultant of the whole complex of processes which constitute the organism's ontogeny. Even in such definite cases as the one cited in this paper, where the presence of the extra chromosome brings about the appearance of a certain type of foliage, it is obvious that the extra chromosome *by itself* does not produce the new type of leaf, but that this leaf-type together with the other peculiarities of *Oenothera lutea* develops as the resultant of an original germinal complex containing 15 instead of 14 chromosomes.

Who attempts to separate the hardness, or specific gravity, or colour, or manner of crystallization of a given compound from each other, or to consider them as separate and independent entities residing in the compound? The attributes of organisms are similarly inseparable from the individuals in which they find expression. The fact that certain characters, for example, colour in petals, can be removed and substituted for each other in breeding experiments, does not justify the statement that they can be "isolated", for in reality they have no existence apart from an organism which, like the chemical compound itself, contains many other "characters".

The most striking resemblance between chemical processes and alternative inheritance lies in the fact that in many cases, the direction in which a reaction will "go" is determined by the proportions of the reacting substances present, a slight change in these proportions sometimes producing a quite different end-result. I believe that in the same way Mendelian characters, many of which obviously have a chemical basis, are the end-products of metabolic processes, in which the original

reacting substances are present in slightly different quantities in the germ cells representing "presence" and "absence" of the given character. In other words, the difference is quantitative, and not due to the presence or absence of any specific substance. I first expressed this view in a consideration of the origin and peculiarities of *O. rubricalyx* (GATES 1910 and 1911 b), and many subsequent facts have confirmed the opinion there expressed. Several other investigators have recently arrived at similar conclusions.

We have seen that the ratios 3 : 1, 5 : 1, and 10 : 1 obtained with the character *R* in the F_2 of crosses between *grandiflora* and *rubricalyx*, are incompatible with the Mendelian presence-absence hypothesis, but that the complex results fall into line with the view that *R* and *r* are quantitatively different from each other, and that *grandiflora* inhibits anthocyanin production according to the proportion in which it is represented in the parents of the cross. The most careful observation and study shows that the red pigmentation-character *R* is, in the last analysis, inherited in quantitative fashion. Superficially, if the presence of a red or a green hypanthium be taken as the criterion of presence or absence of *R*, it is possible to classify very nearly all individuals into one or other of these two sharp categories. But more critical examination shows that a marked increase in the quantity of pigment is accompanied by a definite extension of the pigmentation, so that the hypanthia are red and not green. Why this should be so is an unsolved problem in morphogenesis, though it would appear that the sharpness of the difference between *R* and *r* is conditioned by something in the manner of development of the hypanthium rudiment⁽¹⁾. The mere quantity of pigment in the cells of the organism shows no such sharp break, and is intermediate in crosses. Just as a lake may overflow and quickly irrigate a previously dry basin at a lower level, owing to a sudden influx of water after a downpour, so the original *rubricalyx* mutant from *rubrinervis* had its hypanthia suffused with anthocyanin as they developed, owing to the much greater pigment-production of the cells in all parts of the organism. The latter fact was due fundamentally to a quantitative change in the chemical activities of some part of one of the original germ cells.

(1) In this connection it may be recalled that the hypanthium is a characteristic organ of the genus *Oenothera*, though it varies greatly in size and shape in different species; and that it may have originated suddenly through a mutation.

The contrast which has been drawn between the morphological and physiological aspects of the pigmentation-character, *R*, probably applies to many other Mendelian characters, and may furnish an inkling as to why certain characters exhibit the phenomenon of dominance while others show only intermediacy or blending. *For dominance in the case of R is merely the morphological aspect of a fundamental difference in cell metabolism which is quantitatively inherited.*

The *Oenothera* hybrids described in this paper serve particularly to emphasize the contrast in behaviour between simple unit-characters, such as *R* and *t*, and the numerous interspecific differences between *O. grandiflora* and *O. rubricalyx* which give a blended condition in F_1 and a continuous series in F_2 . The latter, or non-unit-characters, include the numerous foliage and bud differences, and the conspicuous difference in pubescence, as well as the physiological differences in reaction to environment and in rate of development. In all these characters there is an absence of dominance, and the characters show not the slightest tendency to segregate into sharp categories, but a blended and variable condition occurs in F_2 , with a complete series of intermediates between the parental forms. Furthermore, when the F_1 is crossed back with either parent, the offspring do not segregate but form new though variable blends, in which the original differentiating characters are still further fractionated and lost. This statement applies to the foliage, the buds, the pubescence, and the physiological differences. After every effort to harmonize these carefully analyzed facts with Mendelian categories, it has become obvious that these characters do *not* obey Mendelian laws, and that any distribution of hypothetical units, however numerous, only falsifies instead of clarifying the facts.

In the introduction to this paper I pointed out that the combined cytological and breeding data in *Oenothera* effectually dispose of the claim that the mutation phenomena are merely due to Mendelian behaviour. The data in section *K* show that, altogether, 10 mutants or mutant-like individuals appeared in six of the F_2 cultures and back-crosses of *grandiflora* and *rubricalyx* hybrids, *i. e.*, 10 plants in a total of 2794, a rather low percentage. These mutants included two which were *semilata grandiflora*, combining the foliage characters of the de Vriesian mutant *semilata* with certain bud and leaf characters derived by inheritance from *grandiflora*. Two other mutants

which I called *lata rubricalyx* are of even greater interest, for they combine with the *rubricalyx* pigmentation the peculiar foliage and habit of the mutant *lata*. The de Vriesian *lata* is practically devoid of red pigment in every part, while these plants showed a conspicuous amount of red in every organ.

Probably all these four mutants contained 15 chromosomes instead of 14, since this number is found in all pure individuals both of *lata* and *semilata* examined. The presence of 15 chromosomes in the *lata rubricalyx* plant examined furnishes the final and conclusive proof that a change in the constitution of the nuclei has taken place, and that mutation is a process in which germinal changes occur independently of hybrid recombinations. Furthermore, these two independent processes may go on side by side in the same germ cell.

Several years ago (GATES, 1908) I formulated the hypothesis that the mutations in *Oenothera* arise from changes in the constitution of the germ cells which are occasioned in part at least by irregularities in the chromosome distribution during meiosis. It is difficult to imagine how a more crucial confirmation and proof of this hypothesis could be obtained than by such facts as I have here described. Most critical students of *Oenothera* have been agreed in interpreting the mutation phenomena as due to actual germinal changes and not mere recombinations of characters, but it has remained for the cytological investigation of these forms to supply the final proof. That proof in the case of *lata* and *semilata* (15 chromosomes) and *gigas* (28 chromosomes) is now complete as regards the independence and interpenetration of hybrid and mutation phenomena.

The difference between the nuclear constitution of *lata* or *semilata* and *Lamarckiana* from which they arise, is quite as definite as that between the nuclei of the males and females among insects having sex chromosomes. And just as, in insects having an accessory chromosome, duplication of that chromosome is associated with the development of female sex organs, so in *O. lata* the extra chromosome, which must evidently be a triplicate of a pair already present, is associated with the appearance of the *lata* foliage and habit.

I am indebted to Professor J. B. FARMER, F. R. S., for several suggestions and criticisms of this paper.

IV. Summary and Conclusions.

Briefly recapitulated, this paper contains the following results and conclusions:

1. The results of the crosses *O. grandiflora*⁽¹⁾ \times *rubricalyx* and its reciprocal *rubricalyx* \times *grandiflora*⁽²⁾ in F_1 and F_2 are described, as well as various back-crosses, double-reciprocal crosses, and collateral experiments. Since *grandiflora* and *rubricalyx* differ throughout in a large number of characters, and do not exactly agree in any single point, these crosses may be considered interspecific.
2. The F_1 hybrids were in both reciprocal crosses uniform and intermediate between their parents, but in certain features they resembled more the male parent and were therefore patroclinous.
3. The inheritance of the red pigmentation character, *R*, which originated by a mutation, and distinguishes *rubricalyx* from *rubrinervis*, is considered at length. In the F_1 this character is more or less completely dominant in both crosses, and in F_2 there is segregation into *R* (*rubricalyx* pigmentation) and *r* (*rubrinervis* pigmentation). The most sharp and characteristic distinction between *R* and *r* is the presence in the former of red and in the latter of green hypanthia (flower stalks), though the differences in pigmentation extend to every part of the plant.
4. An important feature of the results is that, although the *rubricalyx* parent in both crosses was heterozygous for *R*, splitting in a Mendelian monohybrid ratio of 3 : 1, and giving approximately the anticipated 1 : 1 ratio in F_1 crosses; yet in different F_2 families different ratios of *R* : *r* were obtained.
5. Thus in certain families the ratio was almost exactly 3 : 1, in certain others approximately 5 : 1, and in one case nearly 10 : 1. This ratio was moreover found to be constant for the different families of offspring of a given F_1 individual in the cases tested.
6. The conclusion is therefore reached, that different F_1 individuals possess different degrees of prepotency as regards the percentage of *R* plants which will appear in their offspring. The various ratios obtained cannot be explained on a Mendelian basis by assuming the presence of more than one factor for *R*, but it is also recognized that the term prepotency in itself does not furnish an explanation.

(1) A race of *grandiflora* derived from its native locality in Alabama, U. S. A.

(2) A slightly different race of *grandiflora* from a naturalized locality near Birkenhead, England.

7. Furthermore, in crossing back the F_1 with *grandiflora* and *rubricalyx*, the red pigmentation becomes in the first case much paler and in the second case decidedly darker, showing that the amount of pigment produced by the individual cells is *quantitatively* inherited. This is also supported by microscopic examination of the living cells.
8. In crossing back the F_1 with *grandiflora* there is always an excess of R 's, but the excess is much less than in F_2 offspring of the same plants. Thus two plants (Nos. IX. 4 and VI. 6) from *grandiflora* \times *rubricalyx* give F_2 ratios respectively of 4.25 : 1 and 9.5 : 1, but when crossed back with *grandiflora* they give an average of 1.39 : 1. Similarly with the reciprocal cross, in one case (No. VI. 1) the F_2 ratio is 5.15 : 1, while the ratio from crossing back with *grandiflora* becomes 1.23 : 1. Hence *grandiflora* exerts an inhibiting effect, not only in reducing the quantity of pigment produced in all the R plants, but also in reducing the excess of R 's in the whole population.
9. The pigmentation-character, R , may be viewed from two aspects, (1) morphological, (2) physiological. Morphologically considered, the plants may with very few exceptions be classed as R or r , *i. e.*, the hypanthia are either visibly red throughout or green throughout; but physiologically, the amount of pigment is intermediate between that of the parents, and in crossing back, *e. g.* *grandiflora* \times *rubricalyx* with *grandiflora*, the amount of pigment, as measured by the depth of shade, is again intermediate between these parents. *Grandiflora* thus inhibits anthocyanin production in the offspring according to the proportion in which it is represented in the parents of the cross. It is, therefore, probable that some unknown feature in morphogenesis determines that the hypanthium shall be red or green throughout, and therefore gives the appearance of complete dominance to a character which, when present, is actually inherited in a fundamentally quantitative manner.
10. The inheritance of the recessive unit-character, t , for dwarfing, is compared with that of the dominant character, R . In the cross *grandiflora* \times *rubricalyx*, t was carried in a recessive condition by the *rubricalyx* parent (see pedigree 1). In two of the five F_2 families it appeared, the ratio tall : dwarf being in one case nearly 3 : 1; but in the other case the result was reversed, the ratio being practically 1 : 2. This result again

is inexplicable on a Mendelian basis, and can only be accounted for by different degrees of prepotency in different F_1 individuals, or in other words by varying adjustments between the two characters.

11. In *rubricalyx* \times *grandiflora* the *grandiflora* race carried the capacity for producing tall and dwarfs in the ratio of about 7:1. In accordance with expectation from this condition, only two in nine F_2 families produced dwarfs, and these in the ratios respectively (tall:dwarf) of 5.67:1 and 7:1. The capacity for producing dwarfs in a percentage of about 1 in 8 is thus inherited from generation to generation.
12. From these and other results it is necessary to conclude that the Mendelian conception of fixed and unmodifiable unit-characters which can be redistributed and shuffled regardless of the organisms themselves which exhibit these characters, is unsound, for the individual organism is the real unit. The 'presence-absence' hypothesis implies a misconception of the nature of the differences between alternative characters, and of their interactions with each other.
13. All the other numerous differences between *grandiflora* and *rubricalyx* are non-Mendelian or blending characters. These include the differences in foliage, buds, pubescence, and in physiological development. In all these cases there is neither dominance nor segregation, but every conceivable degree of intermediacy is represented. In foliage, for example, *rubricalyx* has stem-leaves which are broad at base and with crinkled surface, while in *grandiflora* they are pointed at base and with smooth surface, though these are by no means the only differences. But in the F_2 every conceivable degree of these characters is represented, with frequently wide variation, even on the same plant. The futility of trying to explain such a condition as the result of the fortuitous distribution of innumerable "unit-factors" is very evident.
14. The physiological features, such as time of stem-formation and time of blooming, are also inherited in a strictly blended and intermediate fashion. Thus the time of blooming of the F_1 is, in both the reciprocal crosses, between that of the two parents, though in both cases nearer that of the male parent in the cross. When the F_1 is crossed back with the parents, the hybrid is again, at least in most cases, intermediate between

its two parents, so that, as with various other characters, fractionation and blending occurs. Such behaviour shows that instead of one or a hundred "units" for time of blooming, we have a blended condition which is fractionated again by crossing back. It is probable that this process of fractionation or dilution can go on indefinitely by continued back-crossing.

15. The double-reciprocal hybrids from *grandiflora* \times *rubricalyx* and *rubricalyx* \times *grandiflora* give data which are different from the results of the corresponding crosses made by DE VRIES between *O. biennis* L. and *O. muricata* L. DE VRIES obtained reversion to *biennis* or *muricata* according to the way the cross was made. Thus (*biennis* \times *muricata*) \times (*muricata* \times *biennis*) gave *biennis*, and (*muricata* \times *biennis*) \times (*biennis* \times *muricata*) gave *muricata*. In the corresponding *grandiflora*-*rubricalyx* crosses, the double-reciprocal hybrids were very variable in foliage characters, and though decidedly nearer the "outside grandparents", they certainly did not agree with them, the results being much more like the F_2 crosses. These crosses were not precisely reciprocal, because the races of *grandiflora* used were different in the two cases, but the difference was probably not great enough to be significant, for the F_2 families from the original reciprocal crosses gave very similar series of forms. The difference between my results and those of DE VRIES may possibly depend upon the fact that, as GOLDSCHMIDT has suggested, the *biennis*-*muricata* series of hybrids shows merogony; while the *grandiflora*-*rubricalyx* hybrids almost certainly do not¹⁾.
16. One of the important, though incidental, results of these crosses is the proof that mutation and hybridization are separate phenomena, and that the cause of some at least of the mutations in *Oenothera* is independent of the combination of hybrid characters. The present series of hybrids has furnished the crucial proof of this statement, and fully confirms the conclusions I had reached as a result of prolonged cytological investigations. Of the various mutants and aberrant forms which occurred among these hybrids, four are of special interest. Two of these were *semilata grandiflora*, combining the characters of the de Vriesian mutant *semilata* with certain characters of *grandiflora* obtained by inheritance. Two others were *lata*

¹⁾ But see footnote p. 264.

rubricalyx, i. e., plants having the foliage and habit of the mutant *lata* combined with the red pigmentation of *rubricalyx*. Doubtless all four of these plants contained 15 instead of 14 chromosomes (see p. 265), as was found to be the case with one of the *lata rubricalyx* plants examined. This furnishes definite proof that the development of the *lata* (or *semilata*) foliage and habit results from the presence of the extra chromosome. This chromosome is a triplicate of two other chromosomes forming a pair, which are present in other races, and the group of 15 evidently arises through the union of germ cells having respectively 8 and 7 chromosomes.

I showed some years ago that in the reduction divisions in pollen formation, nuclei containing 8 chromosomes are occasionally formed through one chromosome passing to the wrong pole of the heterotypic spindle. This completes the chain of evidence concerning the origin of the number 15, and incidentally shows that the sporadic appearance of mutations, from hybrids or any other source, is a process distinct from hybrid combinations or blends. The cytological behaviour of *lata rubricalyx* will be described elsewhere.

V. Bibliography.

- DE VRIES, HUGO. 1901—3. Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich. Leipzig. 2 vols.
 — 1908. Über die Zwillingsbastarde von *Oenothera nanella*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **26a**, pp. 667—676.
 — 1911. Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *Oenothera muricata* L. Biolog. Centralbl. **31**, pp. 97—104.
 DOBELL, C. 1912—13. Some recent work on mutation in Microorganisms. Journ. Genetics **2**, pp. 201—220, 325—350.
 GATES, R. R. 1908. A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. Bot. Gazette **46**, pp. 1—34. pls. 1—3.
 — 1909. An analytical key to some of the segregates of *Oenothera*. 20th Rept. Mo. Bot. Garden. pp. 123—137.
 — 1910. The material basis of Mendelian phenomena. Amer. Nat. **44**, pp. 203—213.
 — 1911a. Early historico-botanical records of the *Oenotheras*. Proc. Iowa Acad. Science. 1910, pp. 85—124, pls. 6.
 — 1911b. Studies on the variability and heritability of pigmentation in *Oenothera*. Zeitsch. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre **4**, pp. 337—372, pl. 6, figs. 5, tables 11.
 — 1912a. Parallel mutations in *Oenothera biennis*. Nature **89**, pp. 659—660.

- GATES, R. R. 1912b. Mutations in plants. Bot. Journal **2**, pp. 84—87.
- 1913a. A contribution to a knowledge of the mutating *Oenotheras*. Trans. Linnean Soc. 2nd. Ser. Botany **8** Pt. I, pp. 1—67, pls. 1—6.
- 1913b. Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. Biol. Centralbl. **33**, pp. 92—99, 113—150, figs. 7.
- 1913c. *Oenothera* and climate. Science N. S. **37**, pp. 155—156.
- GOLDSCHMIDT, R. 1912. Die Merogonie der *Oenothera*-Bastarde und die doppelt-reziproken Bastarde von DE VRIES. Arch. f. Zellforsch. **9**, pp. 331—344, figs. 6.
- HERIBERT-NILSSON, N. 1912. Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. Abst.- u. Vererbungslehre **8**, pp. 89—231, pls. 3—5, figs. 36.
- JOHANSEN, W. 1908. Über Knospenmutation bei *Phaseolus*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre **1**, pp. 1—10, figs. 2.
- MACDOUGAL, D. T., VAIL, A. M. and SHULL, G. H. 1907. Mutations, Variations and relationships of the *Oenotheras*. Carnegie Inst. Publ. **81**, pp. 92, pls. 22, figs. 73.
- MACFARLANE, J. Muirhead, 1895. A comparison of the minute structure of plant hybrids with that of their parents, and its bearing on biological problems. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. **37**, pp. 203—283, pls. 1—8.
- NILSSON-EHLE, H. 1909. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Dissertation-Lund. pp. 122.
- 1911. Über Entstehung scharf abweichender Merkmale aus Kreuzung gleichartiger Formen beim Weizen. Ber. d. d. Bot. Gesells. **29**, pp. 65—69.
- STOMPS, THEO. J. 1912. Mutation bei *Oenothera biennis* L. Biolog. Centralbl. **32**, pp. 521—535, pl. 1, fig. 1.
- TAMMES, TINE. 1911. Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Recueil Trav. bot. Néerlandais **8**, pp. 201—288, pls. 3—5.

VI. Explanation of figures.

- Fig. 1. *Oenothera grandiflora* SOLANDER from Dixie landing, Alabama. Young seedlings in various stages of development. In the younger stages they are scarcely distinguishable from *O. Lamarckiana*.
- " 2. The same at a later date showing the range of variability. The leaves of the largest rosettes have red blotches on the surface, and a tendency to produce basal lobes. Two of the plants, marked *a* and *b*, are obviously different from the rest and are probably mutants.
- " 3. The same, full grown, in the climate of St. Louis, Mo. Note bushy aspect and absence of a rosette.
- " 4. The same, grown in the climate of England. Stem cut off about a foot above ground. Side branches extend nearly to the ground. Cf. fig. 3.
- " 5. Buds of *O. grandiflora*, two-thirds natural size, from the St. Louis cultures. Cf. fig. 9.
- " 6. Rosette of the Birkenhead race of *O. grandiflora*, used in some of the crosses.
- " 7. Young plant of the same race as last, showing complete omission of rosette stage, as frequently occurs in *O. grandiflora*.
- " 8. Rosette of *O. mut. rubricalyx*, showing shape and crinkling of leaves. Cf. fig. 2 and 6.
- " 9. Buds of *O. rubricalyx* photographed two-thirds natural size. The pubescence does not show. Cf. fig. 5.
- " 10. Full-grown plant of *O. rubricalyx*. Cf. figs. 3 and 4.
- " 11. F₁ rosette, July 5, from *O. grandiflora* SOLANDER from Alabama \times *O. mut. rubricalyx*. Cf. figs. 2, 6, 8.

- Fig. 12. F_1 rosette, another plant from same cross, July 14. Cf. fig. 11.
- " 13. F_1 rosette, July 13, from *O. mut. rubricalyx* \times *O. grandiflora* SOLANDER from Birkenhead, England. Cf. figs. 11 and 12.
- " 14. Adult plant, July 29, same as last. Cf. figs. 3, 4 and 10.
- " 15. Dwarf type from F_2 *grandiflora* \times *rubricalyx*, Cult. $\frac{53}{12}$. No. II. 19.
- " 16. Same, in flower, Sept. 26. Cult. 53. No. II. 18.
- " 17—24 were taken by cutting off the stem about a foot above ground and photographing the flowering shoot.
- " 17. *Grandiflora* \times *rubricalyx*, F_2 . Cult. 48. No. II. 7, July 23. Foliage formula,
- $$b - \frac{b}{2} \cdot \frac{c}{4}.$$
- " 18. *Grandiflora* \times *rubricalyx*, F_2 . Cult. 49. No. I. 1, July. Foliage formula, $p - b \cdot s$.
- " 19. *Grandiflora* \times *rubricalyx*, F_2 . Cult. 49. No. VII. 19, Sept. 26. Foliage formula, ps.
- " 20. *Rubricalyx* \times *grandiflora*, F_2 . Cult. 57. No. I. 2. Foliage formula, ps.
- " 21. (*Rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *rubricalyx*. Cult. 70. No. III. 1. Folia formula,
- $$- \frac{b}{2} \cdot \frac{c}{4}.$$
- " 22. (*Rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *grandiflora*. Cult. 71. No. IV. 3, July 23. Foliage formula, ps.
- " 23. (*Rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *grandiflora*. Cult. 71. No. V. 1. Foliage formula, ps.
- " 24. Mutant from (*rubricalyx* \times *grandiflora*) \times *grandiflora*. Cult. 67. No. II. 6. Sept. 26.
- " 25. Mutant (*semilata grandiflora*) from *grandiflora* \times *rubricalyx*, F_2 . Cult. 53. No. II, 7. Sept. 26.

Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen II.

2. Weitere Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts.

Von Prof. Dr. **Richard Goldschmidt** und Dr. **Hermann Poppelbaum**.

Mit Tafel 1, 2 und 3 und 14 Figuren im Text.

(Eingegangen: 20. Oktober 1913.)

Inhalt.		Seite
Einleitung		280
I. Rekapitulation der mendelistischen Erklärung		281
II. Neues zur Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts		284
a) Der männliche Gynandromorphismus		284
Frühere Annahmen. — Mißverständnisse. — Die Lösung und die experimentellen Beweise dafür.		
b) Die „Weibchenmännchen“ und die Vererbung des Geschlechts		287
Beeinflussung des Geschlechts selbst durch extreme Potentialdifferenz. Die Formulierung. — Die Erzeugung der Weibchenmännchen. — Beschreibung ihrer Charaktere: die Geschlechtsdrüse, das Äußere, die Instinkte, der Kopulationsapparat. — Versuche, die Formulierung zu beweisen. — Daten über die Umwandlung von Weibchen in Weibchenmännchen und Männchen. — Die Koordination der Beeinflussung von sekundären und primären Geschlechtscharakteren. — Vergleich mit den männlichen Gynandromorphen.		
c) Gynandromorphismus und Inzucht		304
α) Bemerkungen zu den Einwänden von STANDFUSS		304
STANDFUSS' Bedenken. — Widerlegung in bezug auf den F_1 -Gynandromorphismus und die Inzuchtwirkung.		
β) Neue Versuche		311
Die Inzucht setzt tatsächlich die Potenz der Erbfaktoren herab. — Reine Inzuchten. — Inzuchtkreuzungen mit den verschiedensten Stämmen bekannter Potenz.		
γ) Anhang: Biologisches zur Inzucht		315

Im ersten Teil dieser Studien¹⁾ wurde über die eigenartigen Resultate berichtet, die bei Kreuzung von *Lymantria dispar* mit ihrer Varietät *japonica* erzielt wurden. Es hatte sich gezeigt, daß die

¹⁾ GOLDSCHMIDT, R., Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. Diese Zeitschr. Bd. 7 1912.

Kreuzung *dispar* ♀ × *japonica* ♂ neben normalen ♂ gynandromorphie ♀ ergab, während die reziproke Kreuzung normale Bastarde ergibt. In F_2 tritt aber eine Spaltung in normale und gynandromorphie ♀ ein. Ferner hatte sich gezeigt, daß *japonica*-♂ aus Inzuchtkulturen keine gynandromorphen ♀ mehr erzeugen, daß dagegen ingezüchtete ♀ selbst gynandromorph werden. Aus diesen Tatsachen und ihrer Verknüpfung, verbunden mit der Tatsache, daß es auch gynandromorphie ♂ gibt, wurde der Modus der Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere erschlossen und die Richtigkeit der aufgestellten Formel bewiesen. Es blieben nun noch eine Reihe von Fragen ungelöst oder nicht genügend geklärt. Zunächst erhob sich die Frage, ob der Grundversuch immer das gleiche Resultat gibt oder ob auch andere theoretisch denkbare Resultate verwirklicht werden. Sodann blieb die Art des Zustandekommens der gynandromorphen ♂ ganz ungeklärt. Auch die Beziehungen zwischen Inzucht und Gynandromorphismus erforderten weitere Experimente, und endlich war näher zu prüfen, wie weit sich das gänzlich von den Geschlechtsdrüsen unabhängige Verhalten der sekundären Geschlechtscharaktere erstreckte, ob wirklich das Geschlecht selbst ganz unbeteiligt blieb. Die Kulturen der Jahre 1912 und 1913 haben die Antwort auf diese Fragen gebracht und zum Teil ganz unerwartete Resultate gezeitigt, die noch viel interessanter erscheinen als die früher mitgeteilten.

I. Rekapitulation der mendelistischen Erklärung.

Da die Diskussion der neuen Befunde nur auf Grund der früheren Resultate und vor allem ihrer Erklärung möglich ist, so sei diese Erklärung zur Information des Lesers nochmals vorausgeschickt.

An der Geschlechtsvererbung sind insgesamt vier mendelnde Merkmalspaare beteiligt:

F (femina) der weibliche Geschlechtsbestimmer

f sein Fehlen

M (mas) der männliche Geschlechtsbestimmer

m sein Fehlen

G (γυνί) der Erbfaktor der weiblichen sekundären Geschlechtscharaktere

g sein Fehlen

A (άνίρ) der Erbfaktor der männlichen sekundären Geschlechtscharaktere

a sein Fehlen.

Es stehen nun die Faktoren F und M einerseits in einem epistatischen Verhältnis zueinander und ebenso G und A, derart, daß die männlichen Faktoren über die weiblichen epistatisch sind, eine höhere Wirkungs- oder Durchschlagskraft oder Potenz haben, also M epistatisch über F, A über G. Das quantitative Verhältnis müßte ein derartiges sein, daß zwei hypostatische Faktoren aber über einen epistatischen dominieren, also FF über M und GG über A. Wenn man annimmt — und die Berechtigung dazu wie zu der übrigen Formelaufstellung wurde in jener Arbeit bewiesen —, daß die Potenz dieser Faktoren quantitativ in supponierten Potenzeinheiten bestimmbar sei, so könnte also das Verhältnis in konkreten Zahlen etwa lauten $A = 60$ $G = 40$, somit überwiegt bei AG der männliche Faktor den weiblichen um 20 Einheiten, bei GGA aber umgekehrt die beiden weiblichen den männlichen um den gleichen Betrag. Die Formeln für die beiden Geschlechter sollen nunmehr lauten:

$$\text{♀ } \text{FFMmGGAA}$$

$$\text{♂ } \text{FFMMGGAA}$$

Da Geschlecht und sekundäre Geschlechtscharaktere normalerweise gemeinsam vererbt werden, so muß für die beim ♀ heterozygoten Faktoren ein Abstoßungssystem angenommen werden ähnlich wie in allen bekannten Fällen. Es muß derart sein, daß M und A und ebenso G und F wie ein Faktor vererbt werden (sie sind in einem Chromosom lokalisiert), die Formeln also vielleicht richtiger geschrieben werden: (FG) (FG) (MA) (ma) — ♀, (FG) (FG) (MA) (MA) — ♂. So kann nun das ♀ nur zwei Arten von Gameten bilden, nämlich (FG) (MA) und (FG) (ma). Das ♂ aber bildet nur Gameten (FG) (MA). Daraus ergibt sich ohne weiteres das normale Verhältnis der Geschlechter bei der Fortpflanzung.

Diese Faktorenkonstitution muß nun der Form *japonica* ebenso zukommen wie *dispar*. Trotzdem muß aber eine Differenz vorhanden sein, die das verschiedene Verhalten bei den reziproken Kreuzungen erklärt. Sie ergibt sich aus einer Betrachtung des Verhältnisses von A zu G. A muß in beiden Fällen über G epistatisch sein, über eine gewisse größere Wirkungskraft oder Potenz verfügen: die relative Potenz von A : G wird bei beiden Formen wohl etwa die gleiche sein. Damit ist aber natürlich nicht gesagt, daß auch die absolute Potenz die gleiche ist. Wir können uns vielmehr vorstellen, daß die größere, kräftigere, intensiver gefärbte *japonica* auch in den dafür maßgebenden Faktoren einen höheren Potenzgrad aufweist. Wenn wir uns der gleichen angenommenen Potenzeinheiten bedienen, so könnte das A von *japonica* etwa 120 und das G 80 messen, also die gleiche Relation wie bei

dispar, nämlich $12:8=6:4$. Bei einer Kreuzung der beiden Rassen kämen dann die verschiedenartigen Faktoren zusammen, womit natürlich ein anderes epistatisches System als das normale gegeben wäre. Bezeichnen wir die hochpotenzierten Faktoren der *japonica* mit fetten Buchstaben, so könnte als Resultat einer Faktorenkombination z. B. ein Bastardweibchen von der Formel

$$\text{FFMmGG Aa}$$

gebildet werden. Da wir für den Faktor G den Wert 40 eingesetzt hatten, also $\text{GG}=80$, für A aber 120, so hätten wir hier ein ♀ vor uns, in dem der Faktor für männliche sekundäre Geschlechtscharaktere überwiegt, also ein gynandromorphes ♀. Es ist klar, daß, wenn dies Erklärungsprinzip richtig ist, sich aus den wirklichen Resultaten auch die relative Potenz der beteiligten Erbfaktoren berechnen lassen muß. Das Resultat für die normale Relation der beteiligten Faktoren muß sein:

$$\mathbf{G} > \mathbf{G}$$

$$\mathbf{A} > \mathbf{A}$$

$$\mathbf{A} > \mathbf{G}$$

$$\mathbf{A} > \mathbf{G}$$

Es ist nun natürlich anzunehmen, daß ein Minimum der Potenzdifferenzen existiert, bei dem ein Faktor noch dem anderen epistatisch ist, es könnte also z. B. A nur über G epistatisch sein, wenn die Potentialdifferenz $\mathbf{A}-\mathbf{G}$ mindestens 20 beträgt. 20 Potenzeinheiten wären in solchem Falle das epistatische Minimum. Ist es vorhanden oder übertroffen, so haben wir Individuen mit normalen Geschlechtscharakteren, ist es untertroffen, so haben wir Gynandromorphe, deren Maß in der Ausbildung der entgegengesetzten Charaktere von dem Maße abhängt, in dem das Minimum unterschritten wird. Es müssen somit die bei normalen Kreuzungen auftretenden Kombinationen der 4 Faktoren $\mathbf{G}, \mathbf{A}, \mathbf{G}, \mathbf{A}$ im weiblichen Geschlecht folgendes ergeben:

$$\mathbf{GG Aa} = \text{normales } \mathbf{\text{♀}}$$

$$\mathbf{GG Aa} = \text{normales } \mathbf{\text{♀}}$$

$$\mathbf{GG Aa} = \text{gynandromorphes } \mathbf{\text{♀}}$$

$$\mathbf{GG Aa} = \text{normales } \mathbf{\text{♀}}$$

$$\mathbf{GG Aa} = \text{gynandromorphes } \mathbf{\text{♀}}$$

$$\mathbf{GG Aa} = \text{normales } \mathbf{\text{♀}}$$

$$\mathbf{GG Aa} = \text{gynandromorphes } \mathbf{\text{♀}}$$

$$\mathbf{GG Aa} = \text{normales } \mathbf{\text{♀}}$$

Dies ist die Erklärung der Grundtatsachen. Auf die Inzucht und ihre Wirkung werden wir später zurückkommen.

II. Neues zur Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts.

a) Der männliche Gynandromorphismus.

In der ersten Studie wurde zwar der Tatsache, daß die ♂♂ ebenfalls gynandromorph werden können, Rechnung getragen, und diese Formen, die den Sammlern schon längst als „Farbenzwitter“ bekannt sind, beschrieben. Ihre Entstehung blieb aber unbekannt (und zwar, wie sich gleich zeigen wird, durch einen Zufall), so daß die Annahme gemacht wurde, daß dazu die Kombination von Inzucht und Bastardierung nötig wäre. Ist obiges Erklärungsprinzip für die gynandromorphen ♀♀ richtig, so muß es ja in gleicher Weise auch auf die gynandromorphen ♂♂ übertragen werden können, d. h. die letzteren kommen dann zustande, wenn in der Formel $GGAA$ die beiden G über die A überwiegen. Bei der Kreuzung *dispar* \times *japonica* kann in F_2 als extremste Kombination zugunsten von G die Formel $GGAA$ zustande kommen. In einer solchen Kultur wurden aber keine gynandromorphen ♂♂ erhalten, so daß der Schluß gezogen wurde, daß $AA—GG$ immer noch größer als das epistatische Minimum sein muß.

Hierzu müssen zunächst ein paar ergänzende Bemerkungen gemacht werden, da sich gerade in diesem Punkt Mißverständnisse ergeben haben. Man hat die oben vergleichsweise angenommenen realen Werte für die Potenz der Faktoren auch in die ♂♂-Formel eingesetzt, und dabei berechnet sich für die Formel $GGAA$ der Wert von 160 für die Weiblichkeitsfaktoren gegenüber 120 für die beiden A ; es müssen somit nicht nur diese ♂♂ gynandromorph sein, sondern sogar die mit der Formel $GGAA$, in der 120 gegen 120 stehen. Es wurden nun aber jene realen Potenzwerte ausschließlich benutzt, um in konkreter Form die Entstehung der gynandromorphen ♀♀ zu demonstrieren und an anderer Stelle dann bemerkt, daß Zahlen, die allen Verhältnissen Rechnung tragen, aus einer Reihe von Ausdrücken erhalten werden könnten, unter denen sich auch der obige finden muß $GG < AA$. Auf eine Ausrechnung wurde verzichtet, einmal, weil die Entstehung der gynandromorphen ♂♂ noch ungeklärt war, sodann weil ja unbekannt ist, ob im männlichen Geschlecht das epistatische Minimum das gleiche ist wie im weiblichen.

Nunmehr hat sich der Fall in sehr einfacher Weise geklärt; daß es nicht schon früher geschah, lag daran, daß gerade mit der entscheidenden Kultur ein Unfall passierte (s. Studien I p. 33 unten). Das Resultat ist, daß alle ♂♂ von der Formel $GGAA$ gynandromorph werden. Der strikte Beweis ergibt sich aus folgendem:

Bei Bastardierung von *dispar* ♀ × *japonica* ♂ kann die F₂-Generation auf folgende vier Arten erhalten werden:

1. F₁ ♀ (*dispar* ♀ × *japonica* ♂) × F₁ ♂ (*dispar* ♀ × *japonica* ♂).
2. F₁ ♀ (*dispar* ♀ × *japonica* ♂) × F₁ ♂ (*japonica* ♀ × *dispar* ♂).
3. F₁ ♀ (*japonica* ♀ × *dispar* ♂) × F₁ ♂ (*japonica* ♀ × *dispar* ♂).
4. F₁ ♀ (*japonica* ♀ × *dispar* ♂) × F₁ ♂ (*dispar* ♀ × *japonica* ♂).

Dabei müssen sich für die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere auf Grund unserer Formel die folgenden Kombinationen ergeben, wenn die hochpotenten *japonica*-Faktoren wieder fett gedruckt werden:

1. Die F₁-Generation.

a) *japonica* ♀ × *dispar* ♂.

	GG Aa	GGAA
Gameten:	GA	GA
	Ga	
F ₁	♀ GG Aa	♂ GG AA

b) *dispar* ♀ × *japonica* ♂.

	GG Aa	GG AA
Gameten:	GA	GA
	Ga	
F ₁	♀ GG Aa	♂ GG AA

2. Die F₂-Generation.

Wir schreiben nur die F₂-Kombinationen auf, die ♂ ♂ liefern, da die ♀ ♀ uns hier nicht interessieren:

a) F₁ ♀ (*dispar* ♀ × *japonica* ♂) × F₁ ♂ (*dispar* ♀ × *japonica* ♂).

	GG Aa		GG AA
Gameten:	GA		GA
	Ga		GA
	GA		GA
	Ga		GA
F ₂ ♂:	1. GA	2. GA	3. GA
	GA	GA	GA
	5. GA	6. GA	7. GA
	GA	GA	GA

In dieser F₂ kommen somit ♂ ♂ von der Formel **GGAA** nicht vor.

$$\text{b) } F_1 \text{ } \varnothing \text{ (} \textit{dispar} \text{ } \varnothing \times \textit{japonica} \text{ } \sigma \text{) } \times F_1 \text{ } \sigma \text{ (} \textit{japonica} \text{ } \varnothing \times \textit{dispar} \text{ } \sigma \text{).}$$

$\text{GG Aa} \qquad \qquad \qquad \text{GG AA}$

Die Faktorenzusammensetzung ist die gleiche wie in a, F_2 muß sich also ebenso verhalten.

$$\text{c) } F_1 \text{ } \varnothing \text{ (} \textit{japonica} \text{ } \varnothing \times \textit{dispar} \text{ } \sigma \text{) } \times F_1 \text{ } \sigma \text{ (} \textit{japonica} \text{ } \varnothing \times \textit{dispar} \text{ } \sigma \text{).}$$

$\text{GG Aa} \qquad \qquad \qquad \text{GG AA}$

Gameten:	GA			GA
	Ga			GA
	GA			GA
	Ga			GA

$F_2 \text{ } \sigma$:	1. GA	2. GA	3. GA	4. GA
	GA	GA	GA	GA
	5. GA	6. GA	7. GA	8. GA
	GA	GA	GA	GA

Unter diesen $F_2 \text{ } \sigma$ muß sich $1/8$ finden mit der Faktorenkonstitution **GGAA** (Nr. 2), also der extremsten Spannung zugunsten von **G**.

$$\text{d) } F_1 \text{ } \varnothing \text{ (} \textit{japonica} \text{ } \varnothing \times \textit{dispar} \text{ } \sigma \text{) } \times F_1 \text{ } \sigma \text{ (} \textit{dispar} \text{ } \varnothing \times \textit{japonica} \text{ } \sigma \text{).}$$

$\text{GG Aa} \qquad \qquad \qquad \text{GG AA}$

Die Faktorenzusammensetzung ist die gleiche wie in c, in F_2 muß also ebenfalls $1/8$ der $\sigma \text{ } \sigma$ die Konstitution haben **GGAA**.

Es folgt nun hieraus, daß die Formel **GGAA** für die gynandromorphen $\sigma \text{ } \sigma$ dann bewiesen ist, wenn von den vier möglichen F_2 -Kulturen nur die beiden, die das $F_1 \text{ } \varnothing$ aus $(\textit{japonica} \text{ } \varnothing \times \textit{dispar} \text{ } \sigma)$ zur Mutter haben, gynandromorphe $\sigma \text{ } \sigma$ liefern, und zwar in etwa $1/8$ der männlichen Individuen. Das aber ist das tatsächlich erhaltene Resultat, wie die folgende Tabelle dieser Kulturen beweist:

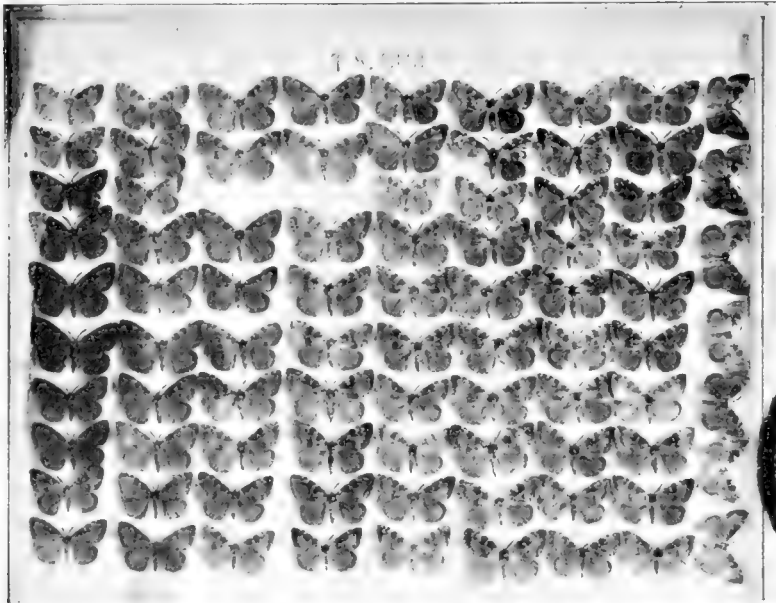
Kultur	Zusammensetzung	\varnothing	normale	gynandr.
			σ	σ
$T_8 \text{ } 1913$	$F_1 \text{ } \varnothing \text{ (} \textit{disp.} \text{ } \varnothing \times \textit{jap.} \text{ } \sigma \text{) } \times F_1 \text{ } \sigma \text{ (} \textit{disp.} \text{ } \varnothing \times \textit{jap.} \text{ } \sigma \text{)}$	61	85	—
$T_6 \text{ } 1913$	$F_1 \text{ } \varnothing \text{ " " } \times F_1 \text{ } \sigma \text{ (} \textit{jap.} \text{ } \varnothing \times \textit{disp.} \text{ } \sigma \text{)}$	58	147	—
$T_7 \text{ } 1913$	$F_1 \text{ } \varnothing \text{ (} \textit{jap.} \text{ } \varnothing \times \textit{disp.} \text{ } \sigma \text{) } \times F_1 \text{ } \sigma \text{ (} \textit{jap.} \text{ } \varnothing \times \textit{disp.} \text{ } \sigma \text{)}$	108	69	8
$T_4 \text{ } 1913$	$F_1 \text{ } \varnothing \text{ " " } \times F_1 \text{ } \sigma \text{ (} \textit{disp.} \text{ } \varnothing \times \textit{jap.} \text{ } \sigma \text{)}$	96	75	12

Für die beiden Kulturen, die die erwarteten gynandromorphen $\sigma \text{ } \sigma$ gaben, ist also das Resultat zusammen:

Erhalten: 144 normale $\sigma \text{ } \sigma$: 20 gynandrom. $\sigma \text{ } \sigma$.

Berechnet: 143.5 : 20.5.

Also mit überwältigender Genauigkeit das erwartete Resultat! Natürlich bedeutet dies gleichzeitig einen weiteren Beweis für die Richtigkeit der gesamten Formulierung und Betrachtungsweise. In den Textfig. 1—4 sind übrigens als Belege Photographien dieser vier Kulturen (nur die ♂♂) wiedergegeben; unten stecken die gynandromorphen ♂♂. Damit ist also auch der männliche Gynandromorphismus aufgeklärt und experimentell erzielbar.



Textfig. 1. Die ♂♂ der Kultur T 8. 1913: Alle normal.

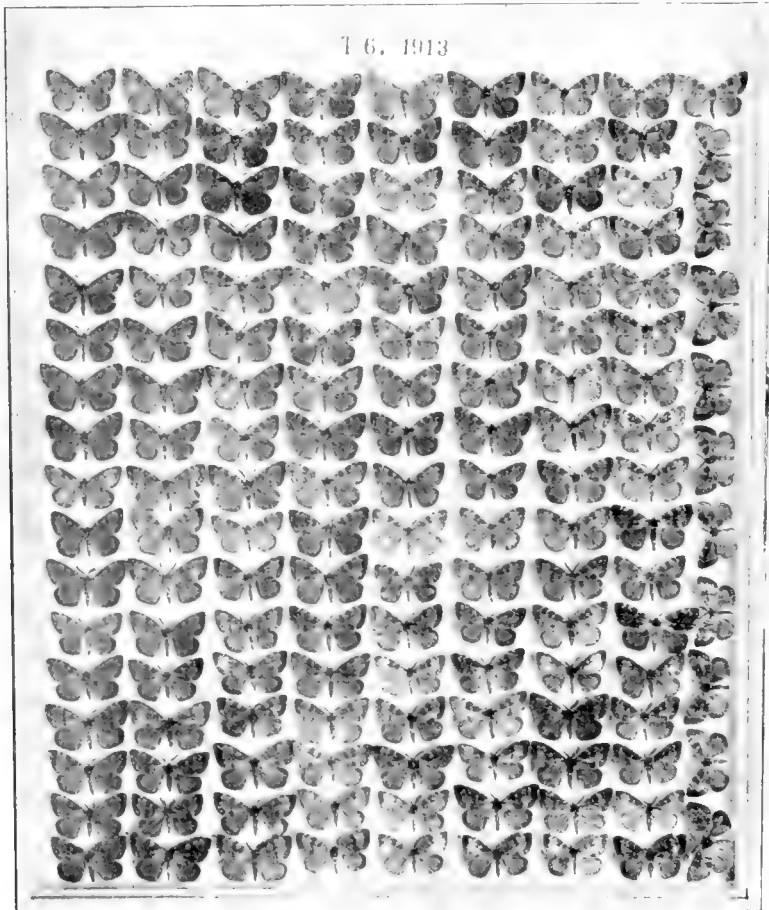
b) Die „Weibchenmännchen“ und die Vererbung des Geschlechts.

Unter den in der ersten Studie mitgeteilten Tatsachen erschien besonders bemerkenswert, daß von all den Vorgängen, die die sekundären Geschlechtscharaktere betrafen, die Geschlechtsdrüsen selbst unbeeinflußt blieben. Die Gynandromorphen blieben echte Weibchen, wenn auch die Eierstöcke oft quantitativ in Mitleidenschaft gezogen werden. Ihre inzwischen von POPPELBAUM¹⁾ ausgeführte histologische Untersuchung bestätigte das auch. Über das Geschlecht selbst hieß es deshalb in jener Studie:

„Es bleibt nun nur noch die Frage, ob auch die eigentlichen Geschlechtsfaktoren F und M von all diesen Dingen betroffen werden.

¹⁾ Erscheint gleichzeitig in dieser Ztschr.

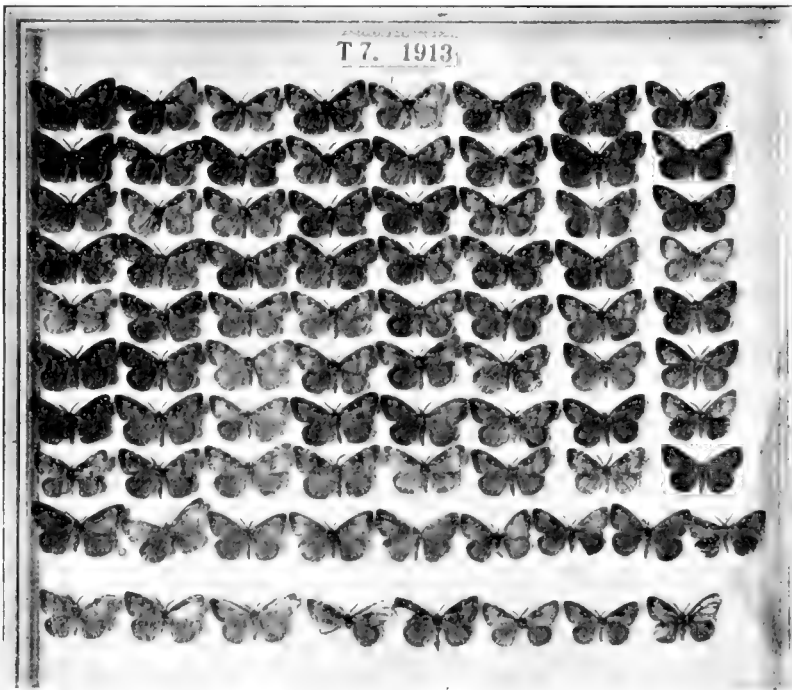
Wir werden im folgenden Abschnitt zu besprechen haben, welche Nutzanwendung sich aus den hier mitgeteilten Tatsachen auf das Geschlechtsproblem ergibt, und sehen, daß in der Tat mit der Möglichkeit von Potenzschwankungen bei den Geschlechtstaktoren gerechnet werden muß. In unserem Fall nun scheint es, daß das Geschlecht als solches



Textfig. 2. Die ♂♂ der Kultur T 6. 1913: Alle normal.

von den epistatischen Verschiebungen nicht betroffen wurde. Es wäre das insofern sehr wichtig, als daraus hervorginge, daß die sicher korrelativ mit dem Geschlecht vererbten Faktoren für die sekundären Geschlechtscharaktere doch eine gewisse Unabhängigkeit von den Geschlechtstaktoren aufwiesen, und daraus könnte man wieder schließen,

daß die eigentlichen Geschlechtsfaktoren in ganz anderen quantitativen Beziehungen zueinander stehen. Ich möchte aber mit solchen Schlüssen noch sehr zurückhaltend sein. Zunächst steht noch eine genaue histologische Analyse der Gonaden durch die ganze Serie der Generationen aus, und erst wenn ich sie durchgeführt haben werde, vermag ich zu entscheiden, ob doch Hand in Hand mit den Veränderungen der sekundären Geschlechtscharaktere eine wenn auch langsamere Umstimmung der Sexualität geht. Indes ist sogar einige Wahrscheinlichkeit



Textfig. 3. Die ♂♂ der Kultur T 7. 1913: Unten die acht verschieden starken Gynandromorphen.

vorhanden, daß dem so ist. Unter den vielen aus der Natur beschriebenen Gynandromorphen der verschiedensten Tiere zeigt nämlich ein großer Teil echt zwittrigen Charakter der Gonaden in den verschiedensten Ausbildungsstufen. Und der nach unserem einzige Fall von Bildung von Gynandromorphen in großem Maßstab, der bisher bekannt ist, nämlich der berühmte Gynandromorphe erzeugende EUGSTERsche Bienenstock, wies nach v. SIEBOLD Gynandromorphe beiderlei Sexualität und aller Zwischenstufen auf.“

Erfreulicherweise haben nun auch in dieser Richtung die Zuchten der letzten Jahre entscheidende und gänzlich unerwartete Resultate gebracht, die nun im folgenden dargestellt seien.

Es steht fest, daß ein sehr hochgradiger Gynandromorphismus der ♀ ♀ durch Bastardierung erzielt werden kann, ohne daß das Geschlecht selbst beeinflußt wird. Wenn nun die Erklärung für diese Erscheinungen auf Grund der Annahme der höheren Potenz der Erbfaktoren von *japonica* richtig ist, so folgt, daß der Ausfall der Bastardierung von einer Relation der beiden Komponenten abhängig ist. Theoretisch ist denkbar — und die Verhältnisse bei Amphibien und Pflanzen (R. HERTWIG, CORRENS) liegen ja wirklich so —, daß sowohl bei *dispar* wie *japonica* Sippen mit verschiedenartiger Faktorenpotenz existieren, so daß je nach dem verwendeten Material der Ausfall der Kreuzungen ein sehr verschiedener sein kann. So könnten denn auch einmal besonders schwachpotente *dispar* zur Verwendung kommen. Dann müßten bei der Kreuzung mit *japonica* ♂ noch männlicher aussehende gynandromorphe ♀ ♀ entstehen. Ist nun die Annahme richtig, daß die Geschlechtsfaktoren selbst, **F** und **M**, im gleichen Verhältnis zueinander stehen wie **G** und **A** und nur das epistatische Minimum ein so geringes ist, daß selbst bei großer Potenzdifferenz immer noch ein normales epistatisches Verhältnis besteht, dann ist es denkbar, daß einmal entweder *dispar*-Sippen von so niederer Potenz auch der Geschlechtsfaktoren oder *japonica*-Sippen von so besonders hoher Potenz gefunden werden, daß die Kreuzung nicht nur extrem gynandromorphe ♀ ♀ liefert, sondern auch Tiere, deren Geschlechtsdrüsen selbst vom weiblichen in den männlichen Zustand übergehen. Oder, wenn wir das in Formeln ausdrücken, so wären für die bisher beschriebenen Objekte die Formeln unter Berücksichtigung der Geschlechtsfaktoren selbst die:

$$(FG) (FG) (MA) (ma) \quad \textit{dispar} \quad \text{♀} \quad (FG) (FG) (MA) (MA) - \textit{japonica} \quad \text{♂}$$

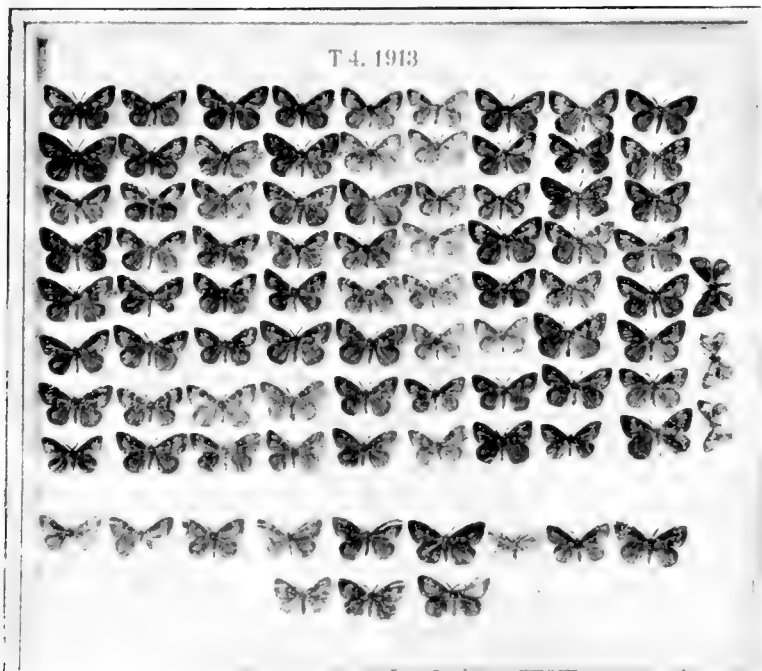
Die fetten Buchstaben, die die höhere Potenz anzeigen, finden sich bloß bei den Symbolen der sekundären Geschlechtscharaktere. Hätten wir aber eine *dispar*-Rasse von besonders niederer Potenz (oder *japonica* von besonders hoher, was ja im Effekt das gleiche ist), so könnte der Punkt erreicht sein, an dem auch die Geschlechtsfaktoren von *japonica* fett gedruckt werden müßten (und **G** und **A** eigentlich doppelt fett, was wir uns sparen können) und somit die Potenzrelation der zur Kreuzung verwandten Tiere ausgedrückt würde durch die Formeln:

$$(FG) (FG) (MA) (ma) = \textit{dispar} \quad \text{♀} \quad (FG) (FG) (MA) (MA) - \textit{japonica} \quad \text{♂}$$

In F_1 müßten dann Weibchen entstehen, die einmal hochgradig gynandromorph sind und die für das Geschlecht selbst die Formel besitzen

FFMm. Übertrifft jetzt, analog den Verhältnissen von G und A das **M** die **F + F** an Durchschlagskraft, so müssen Individuen zustande kommen, die entweder Zwitter oder sonstige Zwischenstufen zwischen ♀ und ♂ darstellen oder direkt bei weiblicher Faktorenkonstitution ♂♂ sind. Und dies Resultat wurde wirklich erzielt!

Der glückliche Zufall ließ mich zu den Kreuzungen 1911 und 1912 *dispar* ♀♀ benutzen, die sich als so besonders niederpotent erwiesen.

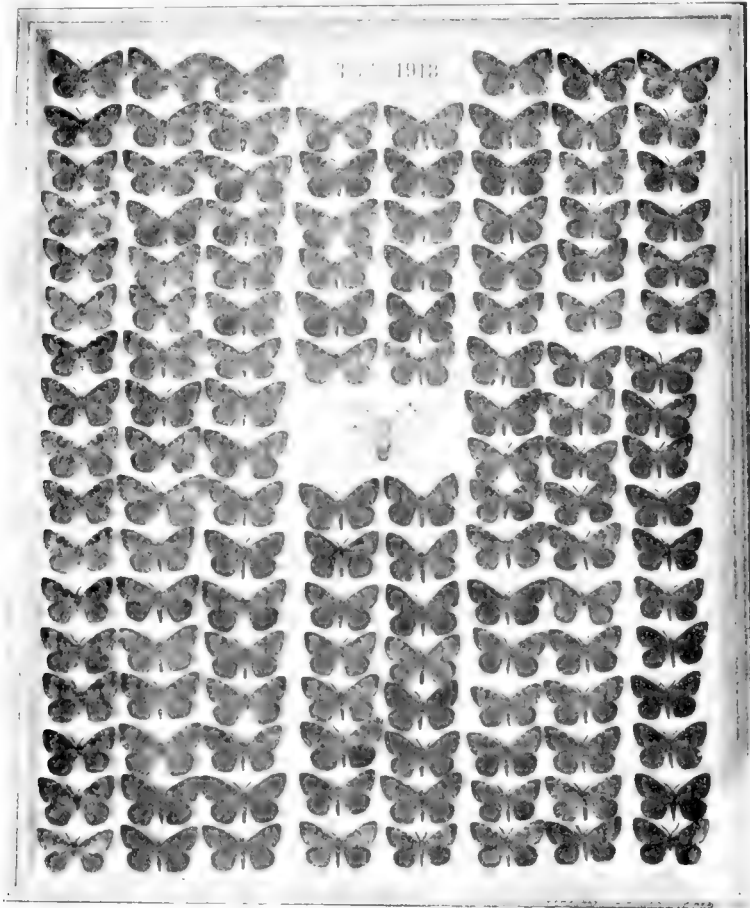


Textfig. 4. Die ♂♂ der Kultur T 4. 1913: Unten die 12 verschieden starken Gynandromorphen.

Daß nur diese *dispar* für das Resultat verantwortlich sind, geht daraus hervor, daß sie die zu schildernden „Weibchenmännchen“ nach Kreuzung mit drei verschiedenartigen *japonica*-♂ in 7 Einzelzuchten ergaben. Die betreffenden *dispar*-Gelege hatte ich 1910 aus Schlesien erhalten, die Raupen waren 1911 zum Zweck anderweitiger Versuche mit ihnen nicht sehr zusagendem Futter, nämlich Fichtennadeln, gefüttert worden. Durch Inzucht wurden die Gelege für 1912 gewonnen und dann normalerweise mit Weißdorn gefüttert. 1912 traten zuerst die „Weibchenmännchen“ auf, wurden aber nicht in ihrer Bedeutung erkannt. Die

entscheidenden Zuchten kamen 1913 aus den genannten *dispar* ♀ gekreuzt mit frisch importierten, also zuverlässig reinen *japonica* ♂.

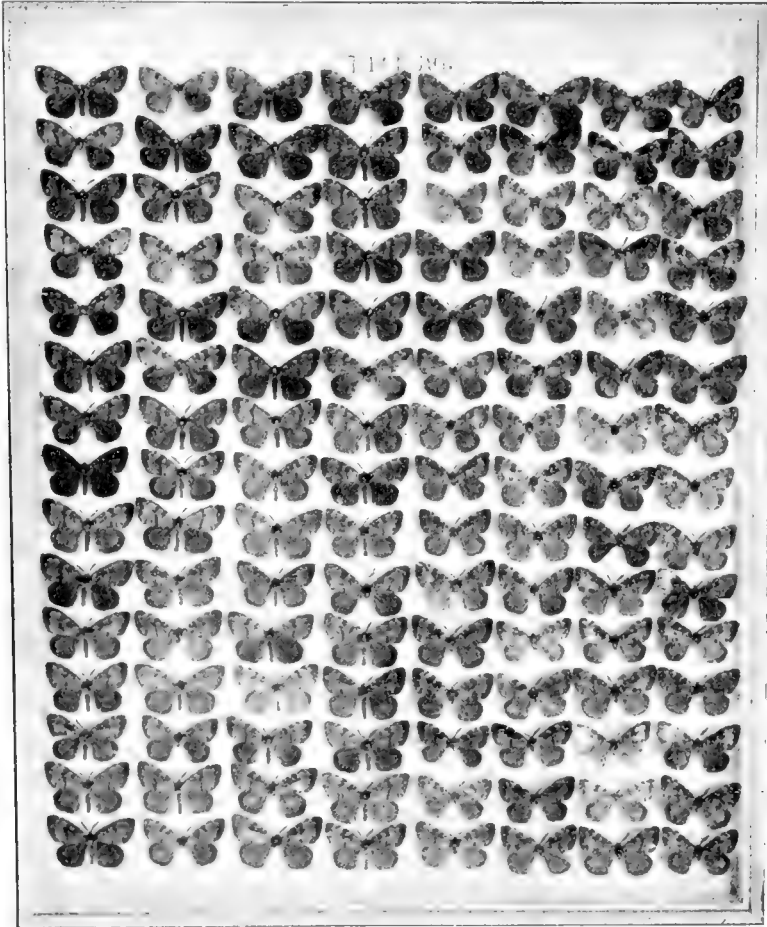
Aus diesen F₁-Kulturen (T₁₄ 1913), die ausgezeichnet gediehen und keinerlei nennenswerte Sterblichkeit zeigten, begannen ab 15. Juni die Falter zu schlüpfen, und zwar sichtlich lauter ♂♂. Später kamen



Textfig. 5a. Kultur T₁₄. 1913: Männchen und Weibchenmännchen durcheinander.
In der Mitte ein gewöhnliches ♀ als Vergleichsobjekt.

dann merkwürdige ♂♂, die durch ganz feine weiße Flecken auf den Flügeln auffielen, auch sonst einige Besonderheiten zeigten, aber doch echte ♂♂ zu sein schienen. Die innere Anatomie schien auf den ersten Blick ebenfalls rein männlich. Das Endresultat waren schließlich 408 ♂♂, darunter 71 mit den genannten Besonder-

heiten, kein einziges echtes ♀! Wegen ihrer Wichtigkeit sei diese Kultur auf drei Abteilungen verteilt in den Textfig. 5a—c photographisch wiedergegeben. In a ist ein normales ♀ zum Vergleich beigegeben. Männchen und Weibchenmännchen stecken durcheinander. Die einzelnen hellen Exemplare sind Weibchenmännchen, die sich



Textfig. 5b. Fortsetzung der Kultur T 14.

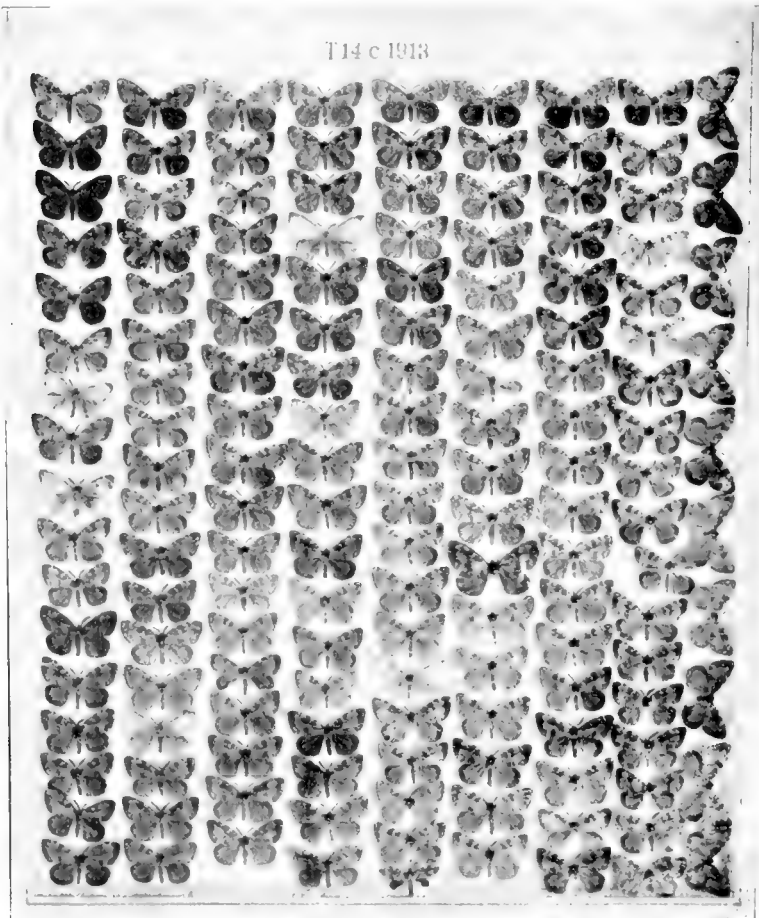
bei den vergeblichen Kopulationsversuchen völlig abgeflogen haben. Die genaue Untersuchung jener abweichenden Exemplare klärte nun den Fall auf: Wir hatten die oben abgeleitete Kreuzung

$$\text{FFMm} \times \text{FFMM}$$

vor uns, und die 71 besonderen Individuen (wenigstens diese: s. u.) waren die ♀♀ von der abnormen Konstitution FFMm, also

durch abnorme Potenzverhältnisse zu Männchen verschobene Weibchen! Aus gleich ersichtlichen Gründen bezeichnen wir sie nicht als Zwitter, sondern als „Weibchenmännchen“.

Die entscheidenden Tatsachen lieferte die Untersuchung der Geschlechtsdrüse selbst, die deshalb an den Beginn der Darstellung



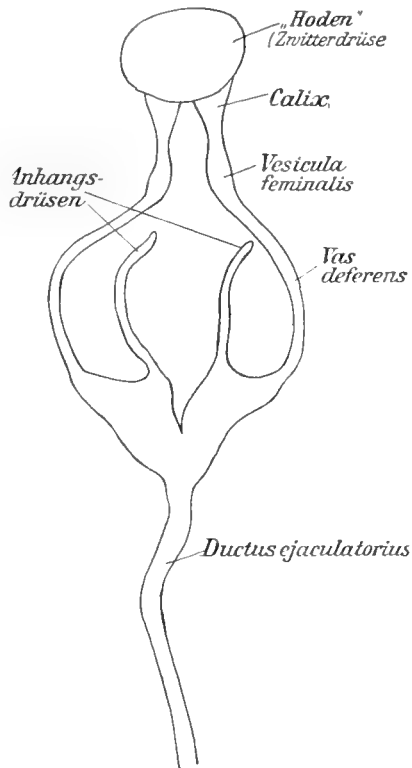
Textfig. 5c. Fortsetzung der Kultur T14.

gesetzt sei. Öffnet man ein Weibchenmännchen, so glaubt man einen völlig normalen männlichen Geschlechtsapparat vor sich zu haben, wie Textfig. 6 zeigt. Vorn liegt der fast kugelige „Hoden“, an den sich ganz normale männliche Ausführwege anschließen, die mit Sperma gefüllt sind. Auffällig ist nur, daß der „Hoden“ meist kleiner ist als

beim ♂ und anstatt der schönen roten Farbe des typischen Hodens das Gelb der weiblichen Drüse zeigt. Außerdem erscheint die Oberfläche der Drüse oft nicht glatt, in einem Falle war sie sogar direkt traubig (Textfig. 7). Das beruhte darauf, daß die 8 „Hoden“-Follikel aufgeschwollen waren und nach außen hervortraten.

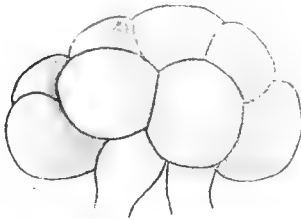
Schnitte durch diese Geschlechtsdrüsen ergaben nun das entscheidende Resultat: Unter Wahrung des äußeren Hodencharakters zeigen sie die merkwürdigsten Zwischenbildungen zwischen Hoden und Eierstock. Im weiblichsten Fall enthält der „Hoden“ nahezu nur Eier, und von da führen alle Übergänge im quantitativen Verhältnis von Sperma- und Eimaterial bis zu einer Drüse, die nicht von einem echten Hoden zu unterscheiden ist. Da fast jede Drüse etwas von der anderen abweicht, ließen sich unendliche Darstellungen der Einzelheiten geben. Wir verzichten darauf und geben nur einige Dokumente in den Mikrophotogrammen Fig. 1—10 Taf. 2, 3 wieder, die alles Wichtige erläutern. Fig. 1 zeigt einen Schnitt durch einen normalen Hoden eines ♂. Es sei dazu bemerkt, daß, um ganz sicher zu gehen, von einer Zucht die Hoden sämtlicher echten Männchen geschnitten wurden: einer sah wie der andere aus. Unten liegt

die Abgangsstelle der beiden vasa deferentia (s. Textfig. 5 „calix“). Der Hoden enthält ausschließlich in verschiedenen Richtungen durchschnitene Spermatozoenbündel, dazu Reste von spermatogenetischen Stadien. Fig. 2 zeigt nun einen entsprechenden Schnitt von einem „Weibchenmännchen“ mit reinem Hoden. In den vasa deferentia sieht man Massen von Spermatozoen. Der Hoden unterscheidet sich von dem eines echten ♂ nur durch das reichlichere Vorhandensein von zerfallendem Zellmaterial. Das ist für alle Gonaden der Weibchenmännchen charakteristisch. Auch Fig. 3 und 4 geben Schnitte durch



Textfig. 6. Geschlechtsapparat eines Weibchenmännchen.

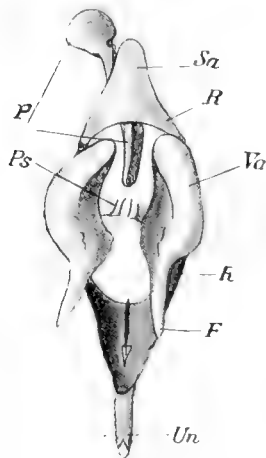
Hoden solcher Weibchenmännchen wieder, die im großen ganzen das gleiche zeigen. Fig. 5 scheint auf den ersten Blick ähnlich zu sein.



Textfig. 7. Traubige Zwitterdrüse eines Weibchenmännchens.

Bei genauerem Zusehen entdeckt man aber oben rechts zwei Eizellen! Auch in dem Follikel oben links findet man unten angeschnittenes Eigewebe. Und in entsprechender Weise findet man in allen Schnitten der Serie hier und da Eizellen eingesprengt. In Fig. 6 ist der weibliche Einschlag bereits ein viel reichlicher. Von den fünf getroffenen Follikeln enthält einer nur Eizellen, die anderen Eizellen neben Spermienbündeln

oder auch reichlich zerfallendes Zellmaterial. In dem Schnitt Fig. 7 sieht man überhaupt keine normalen Spermienbündel mehr, nur Eizellen und degenerierendes Zellmaterial. In Fig. 8 sind nur zwei Follikel



Textfig. 8.

Fast normal-männlicher Begattungsapparat eines Weibchenmännchens.

P Penis, Ps Fenisscheide, R Chitinring, Sa Saccus, Un Uncus, Va Valve mit ihrem Fortsatz F.

durchschnitten, von denen einer ausschließlich Eizellen enthält, der andere (unten) neben schönen Eizellen auch normale Spermienbündel. In Fig. 9 wieder enthalten alle Follikel fast nur Eizellen. Fig. 10 endlich ist ein Schnitt durch die in Textfig. 7 abgebildete Drüse. Ein Follikel enthält Spermien in Bündeln. Der Follikel rechts ist besonders interessant: er gibt das Bild von Eiröhren, die in einen Hodenfollikel hineingepreßt sind! Diese Photogramme brauchen wohl keine weitere Erläuterung. Auf histologische Einzelheiten sei nicht weiter eingegangen, sie sollen einmal Gegenstand einer besonderen Untersuchung werden.

Die Geschlechtsdrüsen sind also merkwürdige Zwitterdrüsen, in denen aber nur der männliche Teil funktionstüchtig werden kann. Dies und das Folgende machen es begreiflich, weshalb wir die Bezeichnung Weibchenmännchen gewählt haben.

Es ist schon oben gesagt worden, daß sich die Weibchenmännchen äußerlich von Männchen unterscheiden lassen. Der Hauptcharakter ist die feine Fleckung mit weißen Strichelchen, die sich auf den sonst ganz männlich gefärbten Flügeln findet. Diese Mosaikbildung wurde ja bereits in der ersten

Studie für die weiblichen Gynandromorphen beschrieben. Hier ist sie nur in noch zarterer Weise vorhanden, manchmal nur in ganz minimaler Ausbildung. Die auf Taf. I direkt nach den Originalen photographisch reproduzierten Weibchenmännchen lassen den Charakter erkennen. Die beiden oberen Stücke sind weibliche Gynandromorphe, von denen später die Rede sein wird; rechts unten steckt zum Vergleich ein echtes ♂, alles andere sind verschiedene Typen von Weibchenmännchen. Auch durch den Flügelschnitt (s. die gleichen Figuren) unterscheiden sich viele Weibchenmännchen von den echten Männchen. Das in der zweiten Reihe links abgebildete Tier zeigt z. B. einen sehr deutlichen weiblichen Einschlag. Sonst aber sind alle äußeren Charaktere, vor allem die Fühler und der Hinterleib rein männlich: das Falterkleid zeigt also einen Gynandromorphismus, der bis zu seinem denkbaren Extrem, fast erreichtem Männchenkleid, geht.

Sehr interessant sind die Sexualinstinkte dieser Tiere. Nur wenige sind relativ indifferent, die meisten benehmen sich genau wie Männchen, zeigen also den für *dispar* ♂ so charakteristischen heftigen Kopulationstrieb. Mit einem Weibchen zusammengebracht, beginnt das Weibchenmännchen sofort mit den Kopulationsversuchen. Manche lassen sich auch hierbei von echten ♂ ♂ unterscheiden, indem sie sich bei den Versuchen ungeschickt anstellen, den weiblichen Begattungsapparat an einer falschen Stelle suchen und dergl. Andere aber benehmen sich genau wie ♂ ♂ und würden ganz normal kopulieren, wenn sie nicht daran durch gleich zu beschreibende Abnormitäten des Begattungsapparates gehindert würden. So mühen sie sich stundenlang ab, zu kopulieren, bis sie völlig ermattet liegen bleiben. Eine ganz normale Kopula kam uns nicht zu Gesicht, obwohl sie anatomisch bei einzelnen Individuen möglich sein muß.

Sehr bemerkenswert ist nun das Verhalten des Kopulationsapparates. In der ersten Studie wurde bereits mitgeteilt — und POPPELBAUM hat inzwischen diese Befunde ergänzt und gute Abbildungen geliefert —, daß bei den gynandromorphen ♀ ♀ der Kopulationsapparat alle Übergänge vom weiblichen zum männlichen Zustand zeigt. Hier bei den Weibchenmännchen hat er nun zwar sehr selten

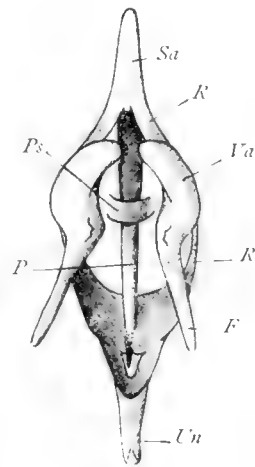
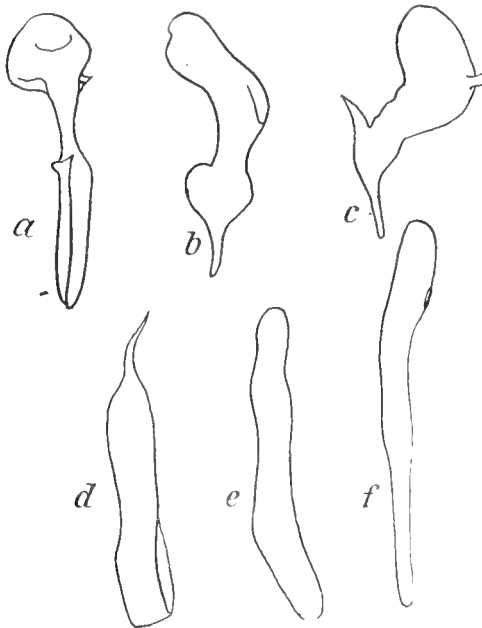


Fig. 8 a.
Beggattungsapparat eines
Männchens.
Bezeichnung wie in 8.

mehr weiblichen Einschlag, dagegen ist es aber auch eine Seltenheit, daß er völlig normal männlich entwickelt ist. Häufig sind die Verhältnisse so, wie es Textfig. 8 zeigt (8a gibt einen normalen ♂-Apparat zum Vergleich wieder). Alle Teile sind normal entwickelt, nur Penis und Penisscheide sind verkrüppelt. In Fig. 9a—e sind einige solche verkrüppelte Penis verglichen mit einem normalen (f) herausgezeichnet. Hier sehen wir denn auch den Grund, warum trotz aller Anstrengungen die Kopula mißlingt. Merkwürdig ist nun, daß sehr häufig Abnormitäten im Begattungsapparat auftreten, die nichts mit einem weiblichen Ein-



Textfig. 9. Penisumrisse von Weibchenmännchen (a—c) verglichen mit dem normalen Männchen (f).

schlag zu tun haben, sondern eine entwicklungsmechanische Ursache haben müssen. Von den vielen Typen sind zwei in Fig. 10 abgebildet. In a fällt außer dem stark verkrüppelten Penis das gänzliche Fehlen der linken Valva auf; in b ist dagegen die rechte Valva und der Penis zweimal vorhanden! Es sei dabei daran erinnert, daß auch bei den gynandromorphen ♀♀ unpaare Bildungen wie die bursa copulatrix gern paarig werden (s. Abbild. bei POPPELBAUM). Es wurde schon oben gesagt, daß weiblicher Einschlag in den Apparat selten ist: in einem Fall fand sich mitten in einem männlichen Apparat mit einer überzähligen Valva eine große Chitinblase,

die jedenfalls als weibliche bursa copulatrix anzusprechen ist. In einem anderen Fall stand der Apparat auf dem Stadium stark gynandromorpher ♀♀, der Penis fehlte und die Valven sind verkümmert. Diesen mehr weiblichen Apparaten stehen endlich einige gegenüber, die völlig normal männlich erscheinen. Ihre Träger mußten auch kopulationsfähig sein.

Es kann nun also keinem Zweifel unterliegen, daß die Weibchenmännchen Individuen sind, die eigentlich zu Weibchen hätten werden sollen. In bezug auf ihre Entstehung sind nun aber noch mehrere Fragen zu beantworten.

Zunächst ist die Erklärung für das Zustandekommen dieser Tiere durch Kreuzung von $\text{FFMm} \times \text{FFMM}$ zu beweisen. Ist die Formel richtig, so müssen auch alle durch Mendelsche Kombination zu berechnenden Erwartungen zutreffen. Bis jetzt liegen nur zwei Proben vor, die zu stimmen scheinen. Einmal die Rückkreuzung von *dispar* ♀ jener Zucht

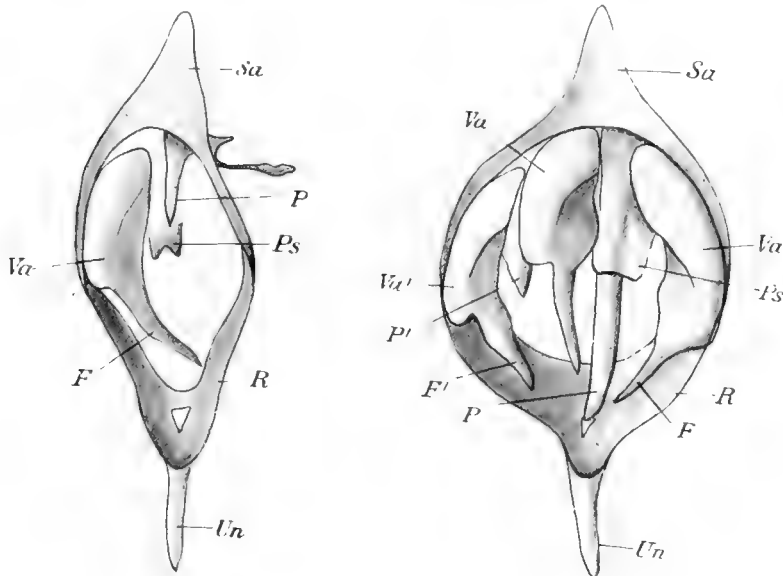


Fig. 10. Zwei Typen von Begattungsapparaten von Weibchenmännchen. Bezeichnung wie 8.

1912 mit einem Bastardmännchen aus (*dispar* ♀ gleicher Herkunft \times *japonica* ♂). Die Erwartungen sind:

$$\text{dispar} \text{ ♀ } \times \text{F}_1 \text{ ♂}$$

$$\text{FFMm} \quad \text{FFMM}$$

Gameten: FM	FM
Fm	FM
	FM
	FM

$$\text{F}_2 \text{ ♀ : FFMm : FFMm : FFMm : FFMm.}$$

Von diesen 4 Kombinationen sollten die 1. und 3. Weibchenmännchen liefern. Zu erwarten sind also $\frac{1}{2} \text{ ♀} : \frac{1}{2} \text{ Weibchenmännchen}$. Von diesen Weibchenmännchen dürften aber die mit der Formel FFMm nicht von Männchen zu unterscheiden sein (s. später); es sind also zu erwarten $2 \text{ ♀} : 1 \text{ Weibchenmännchen} : 5 \text{ ♂}$. Das Resultat der Kultur, von der in Unkenntnis ihrer Bedeutung nur wenige Raupen aufgezogen wurden, war

$$\text{T}_1 \text{ 1913 } 19 \text{ ♀} : 9 \text{ Weibchenmännchen} : 14 \text{ ♂.}$$

Die andere Kultur liegt ganz ähnlich, nämlich eine Kreuzung zwischen einem *dispar* ♀ gleicher Art und einem Bastardmännchen, dessen Konstitution die gleiche sein mußte. Das Resultat dieser Kultur B₂ 1913 war:

93 ♂ : 49 ♀ : 10 Weibchenmännchen.

Zwei andere Kulturen, in denen das gleiche Verhältnis zu erwarten war, lieferten gar keine sichtbaren Weibchenmännchen, dagegen ein außerordentliches Überwiegen der Männchen (etwa 2 : 1). Sollten dabei die fehlenden Weibchenmännchen enthalten sein? Leider haben wir keine große Hoffnung, daß es so bald gelingen wird, aus den Spaltungsverhältnissen mehr zu erfahren. Denn in Unkenntnis ihrer Bedeutung haben wir 1912 die so wichtige *dispar*-Sippe eingehen lassen. Ein Experiment allerdings gäbe es, das, wenn es gelingen sollte, das Experimentum crucis darstellte. Wir haben gesehen, daß manche Weibchenmännchen einen ganz normalen Hoden und Begattungsapparat besitzen. Würde man sie mit gewöhnlichen *japonica* ♀ ♀ zur Fortpflanzung bringen, so müßte folgendes Resultat erscheinen:

japonica ♀ × Weibchenmännchen.

	FFMm	Fm	FFMm			
Gameten:	FM	Fm	FM			
	Fm	Fm	Fm			
			Fm			
			Fm			
			Fm			
			Fm			
F ₁ ♀ : 1. FM	2. FM	3. Fm	4. Fm	5. FM	6. FM	
	Fm	Fm	Fm	Fm	Fm	Fm

Es erhielt also ein Drittel der ♀ ♀ die absonderliche Faktorenkonstitution FFMm, sie besäßen keinen Männlichkeitsfaktor! Falls sie überhaupt existenzfähig sind, müßten sie aber mit jedem beliebigen ♂ (am besten *dispar* ♂, um gynandromorphe Kombinationen zu vermeiden) nur ♀ ♀ liefern, da sie ja nur die ♀-bestimmenden Gameten Fm bilden können! Wir haben viele Exemplare des wertvollen Materials geopfert, um durch natürliche Kopula oder künstliche Befruchtung diese Kultur zu erzielen. Die Hoffnungen auf Erfolg sind leider minimale.

Es erhebt sich nun weiterhin die Frage, wie im einzelnen die Weibchenmännchen zustande kommen. Zwei Möglichkeiten sind denkbar. Entweder ist im Moment der Befruchtung, also der Faktorenkombination, bereits das Resultat ein definitives. Dann muß die Entwicklung von Anfang an zu einer Zwitterdrüse führen. Oder aber die Entwicklung der weiblich konstituierten Individuen beginnt rein weiblich, und erst im Lauf der Entwicklung macht sich die abnorme Faktoren-

konstitution geltend: dann erst wandelt sich die weibliche Drüse in eine zwittrige oder männliche um. Nach dem einzigen im Tierreich bisher vorliegenden Analogiefall, den Befunden von R. HERTWIG und seiner Schüler an Fröschen, ist das letztere zu erwarten. Eine eindeutige Antwort kann natürlich nur durch eine genaue entwicklungsgeschichtliche Untersuchung erhalten werden. Sie konnte bisher noch nicht angestellt werden, da der Ausfall der Kulturen ja ein nicht vorhergesehener war. Immerhin besitzen wir aber bereits einige Anhaltspunkte, die dafür sprechen, daß hier ein völliges Analogon zu den Amphibien vorliegt. Von der Kultur T₁₄, deren Resultat, nämlich 337 ♂ : 71 Weibchenmännchen, oben besprochen wurde, wurden am 22. Mai nach der 4. Häutung 7 Raupen abgetötet und die Gonaden geschnitten, von diesen waren 6 männlich und 1 rein weiblich! Da nun später gar keine ♀ ♀ erschienen, es aber auch sehr merkwürdig wäre, wenn man aus den Hunderten von Individuen gerade das einzige ♀ herausgegriffen hätte, endlich auf diesem Stadium das Ovar sich noch in einem ziemlich indifferenten Zustand befindet, so erscheint es sehr wahrscheinlich, daß hier ein Individuum vorlag, das sich noch in ein Weibchenmännchen umgewandelt hätte.

Noch wahrscheinlicher wird das durch das Resultat der Kultur Dd 1912. Es war dies eine Kreuzung der Weibchenmännchen liefernden *dispar*- Sippe mit einem *japonica* ♂ anderer Herkunft. Der Vater der vorher besprochenen Kultur T₁₄ entstammte frisch importierten *japonica*-Gelegen, die hier in München also nur aufgezogen waren. Der Vater von Dd 1912 entstammte *japonica*, die vor 3 Generationen importiert waren, und zwar war es der gleiche Stamm, der bei früheren Kreuzungen mit anderen *dispar* ♀ ♀ ausschließlich stark gynandromorphe ♀ ♀ geliefert hatte. Aus dieser Kreuzung (Dd) schlüpften nun 1912 aus:

135 ♂ ♂ : 9 ♀ ♀ : 15 Weibchenmännchen.

Es waren also auch einige wenige normale ♀ ♀ vorhanden¹⁾. Es waren nun in verschiedenen Raupenstadien im ganzen 26 Gonaden fixiert worden. Von diesen waren 10 männlich inkl. eines mit Eiern im Hoden und 16 weiblich. Unter 26 beliebig ausgesuchten Tieren waren fast $\frac{2}{3}$ weiblich, bei den Faltern dagegen nur $\frac{1}{15}$ ♀ ♀! Bei dieser Kultur steht nun auch die Sterblichkeit fest. Am 26. April begann die erste Häutung der Räumchen, am 29. April wurden 190 gehäutete Individuen

¹⁾ Eine Erklärung für diese normalen ♀♀ zu geben, wollen wir uns zunächst noch versagen. Es sei nur angedeutet, daß sie vielleicht die extremsten Glieder einer Fluktuationsreihe sein könnten.

gezählt, wozu noch etwa 10 in der Häutung zurückgebliebene kamen, und erst am 2. Mai die ersten Gonaden fixiert. Noch nach der vierten Häutung am 21. Mai waren 190 Exemplare vorhanden. Bis zur Verpuppung waren im ganzen 26 Tiere fixiert und 159 Puppen erhalten, zusammen 185 Individuen. Die Verluste betrugen also maximal 15 Individuen; aber auch diese waren nicht gestorben, sondern solche, die beim Füttern und Reinigen durchgegangen waren und dann, um jede Verwechslung zwischen den vielen Zuchten auszuschließen, prinzipiell abgetötet wurden. Uns scheint, daß aus diesen Daten mit Sicherheit geschlossen werden muß, daß ein Teil der Zwitterdrüsen sich erst während späterer Raupenstadien oder in der Puppe aus noch nicht weit entwickelten Ovarien umbildet!

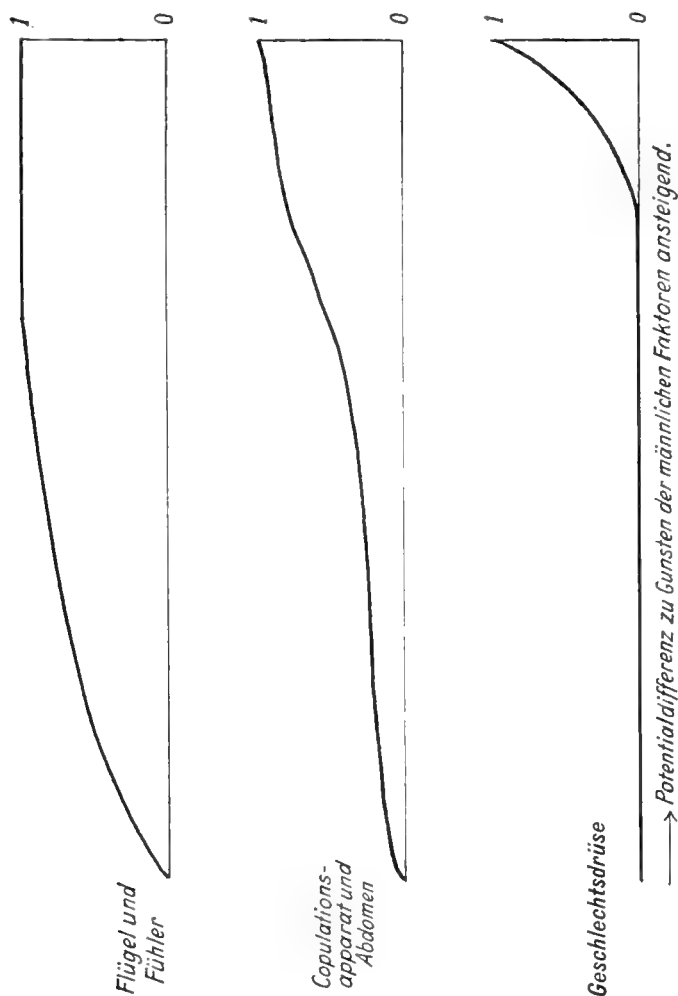
In den beiden genannten Zuchten nun, die die Weibchenmännchen ergeben hatten, fällt das ganz außerordentliche Überwiegen der ♂♂ auf, nämlich insgesamt 472 ♂♂ : 95 Nichtmännchen, d. h. 83 % Männchen. Vergleichen wir dies nun mit dem Sexualverhältnis der gleichzeitigen Kulturen, die keine Weibchenmännchen ergaben oder erwarten ließen. 25 verschiedenartige, große und kleine Kulturen ergaben ein Geschlechtsverhältnis von

$$1078 \text{ ♂} : 1230 \text{ ♀}$$

Darunter war die extremste Zahl zugunsten der ♂♂ 136 : 111 und die zugunsten der ♀♀ 39 : 77. Sieben Kulturen enthielten einige wenige ♂♂ mehr als ♀♀, alle anderen mehr ♀♀. Das gewaltige Überwiegen der Männchen in jenen Weibchenmännchen liefernden Kulturen muß also wohl eine Bedeutung haben. Und diese kann gar keine andere sein, als daß die über das normale Sexualverhältnis hinaus vorhandenen ♂♂ aus ♀♀ resp. Weibchenmännchen vollständig in ♂♂ umgewandelte Individuen sind! Schon unter den Weibchenmännchen sind solche, die man äußerlich kaum mehr von ♂♂ unterscheiden kann, und unter den äußerlich unterscheidbaren haben manche innerlich einen ganz regulären Hoden. Es liegt also in dem Ausfall dieser Versuche eine tatsächliche Verschiebung des weiblichen Geschlechts über viele Zwischenstufen zum männlichen Geschlecht, eine Geschlechtsbestimmung, vor.

Zum Schluß dieses Abschnitts noch ein Wort über die Beziehungen von Geschlecht zu sekundären Geschlechtscharakteren. Überblickt man diese wie die früheren Resultate, so zeigt sich ein ganz merkwürdiges Verhältnis. Schon bei den sekundären Geschlechtscharakteren hatten wir (GOLDSCHMIDT 1912, POPPELBAUM 1914) eine merkwürdige

Stufenleiter der Verschiebbarkeit gegen das andere Geschlecht hin festgestellt. Zuerst zeigt sich in der Flügelfärbung der männliche Einschlag, während alles andere normal bleibt. Dann folgen mit weiterer Bräunung der Flügel die Antennen in männlicher Ausbildung. Dann beginnen leichte Veränderungen am Kopulationsapparat, während



Textfig. 11. Graphische Darstellung des verschiedenen schnellen Ansteigens vom weiblichen (o) zum männlichen (1) Zustand für verschiedene Organsysteme; die Potentialdifferenz zugunsten der männlichen Faktoren von links nach rechts gleichmäßig wachsend gedacht.

Flügelfarbe und Antennenfiederung schon dem männlichen Zustand sehr nahe sind. Dann wird der Hinterleib schlanker, der Eierschatz geringer, der Begattungsapparat gemischt, die Flügelform auch mehr männlich. Schließlich ist Flügelform und -farbe wie Antennen bis auf Mosaik Elemente rein männlich, der Kopulationsapparat überwiegend

männlich, die inneren Genitalien noch rein weiblich. Und jetzt erst kommt, vor der Hand ohne Übergang, bei rein männlichem Habitus (abgesehen von den Mosaikflecken der Flügel) und Übergängen bis zu rein männlichem Kopulationsapparat das innere männliche Genitale mit Abstufungen von einem Hoden mit nur Eiern bis zu einem solchen mit reinem Hodencharakter. Wir könnten das Verhältnis der primären und sekundären Sexualcharaktere im Verhältnis zum Maß der abnormen Potentialdifferenz der Erbfaktoren durch folgendes Schema graphisch ausdrücken (Fig. 11). Von links nach rechts steigt die Potentialdifferenz zugunsten des männlichen Zustandes. Die Kurven geben das Maß des Ansteigens vom weiblichen Zustand mit der Ordinate 0 zum männlichen mit der Ordinate 1 für die verschiedenen Organe wieder.

Es ist nun im höchsten Maß merkwürdig, daß bei den männlichen Gynandromorphen die Verhältnisse im Prinzip umgekehrt liegen. Auch hier zeigen zunächst die Flügel den weiblichen Einschlag in großen weißen Mosaikflecken. Es ist ebenso interessant wie rätselhaft, daß das weibliche Mosaik auf männlichen Flügeln einen so ganz anderen Charakter hat als das männliche auf den weiblichen Flügeln. Gleichzeitig mit dieser Mosaikbildung beginnt aber an der Geschlechtsdrüse selbst eine Verschiebung zur Weiblichkeit hin, indem im Hoden Eier auftreten. Sie wurden in sämtlichen untersuchten männlichen Gynandromorphen gefunden. Erst auf der nächsten Stufe beginnt die erste Veränderung am Kopulationsapparat (s. unsere früheren Beschreibungen und Abbildungen). Weitergehende Umbildungen kamen bisher nicht zur Beobachtung. Wie das nun kommt, daß also im männlichen Geschlecht die Genitalzellen selbst zuerst betroffen werden, im weiblichen aber zuletzt, bleibt vor der Hand unerklärlich. Man könnte daran denken, daß das ♀ ja nur einen männlichen Faktor besitzt (FFmm), das ♂ aber zwei weibliche (ffMM). Man könnte auch rein physiologische Ursachen dahinter suchen.

c) Gynandromorphismus und Inzucht.

α) Bemerkungen zu den Einwänden von STANDFUSS.

In der ersten Mitteilung wurde der wichtige Befund BRAKE's berichtet, daß nach Inzucht in 5 Generationen in reinen *japonica*-Kulturen gynandromorphe ♀ ♀ auftraten. Aus den Ergebnissen, die BRAKE bei Kreuzungen mit solchem Inzuchtmaterial erhielt, konnte geschlossen werden, daß die Inzucht die Potenz der Geschlechtstaktoren herabgesetzt hatte, und zwar vor allem die von G, das sich somit dem

quantitativen Zustand von G näherte. Es schien, daß diese Herabsetzung eine allmähliche, fluktuierende war. In den letzten Jahren haben wir nun selbst mit diesen BRAKE'schen Inzuchtkulturen gekreuzt und dabei Ergebnisse erzielt, die zur weiteren Klärung beitragen dürften. Bevor wir sie berichten, seien aber ein paar Bemerkungen über das Material selbst beigelegt, weil kein Geringerer als STANDFUSS kürzlich auf Grund eigener Erfahrungen Zweifel über seine Herkunft ausgesprochen hat¹⁾. Da die Arbeit schwer zugänglich ist, sei die betreffende Stelle (Anm. p. 107) wörtlich zitiert:

„Zwei Punkte aus den den GOLDSCHMIDT'schen mendelistischen Berechnungen zugrunde liegenden Annahmen bedürfen der Nachprüfung:

1. BRAKE hatte von der fünften Generation seiner ausschließlich in Inzucht gezüchteten var. *japonica* ab gynandromorphe Individuen in gewisser Anzahl erhalten. GOLDSCHMIDT nimmt infolgedessen an, daß Inzucht die Entwicklung gynandromorpher Individuen²⁾ begünstige. Es sei hier kurz erwähnt, daß mein verstorbener Landsmann M. WISKOTT bei Gelegenheit einer Arbeit über die reichen gynandromorphen Falter-schätze seiner Sammlung die gleiche Vermutung ausgesprochen hat (cfr. Entomol. Zeitschr. Iris, Dresden 1897, p. 382, 383; meine Entgegnung darauf in Exper. zoolog. Studien mit Lepidoptern, Georg & Co., Basel 1898, p. 61 u. 62). GOLDSCHMIDT baut auf dieser Voraussetzung die mendelistischen Formeln für die Kontrollberechnungen von einer Reihe der BRAKE'schen Zucht-Experimente auf. Er will allerdings, dies muß ausdrücklich hervorgehoben werden, selbst durch fortgesetzte Inzuchten noch genau untersuchen, wie es mit der Begünstigung der Entwicklung gynandromorpher Individuen im Falle andauernder Inzucht bei var. *japonica* bestellt ist.

Aus meinen eigenen Erfahrungen möchte ich diesbezüglich mitteilen, da unter den von mir von 1873 ab Jahr für Jahr vorgenommenen umfassenden Zuchten gelegentlich auch längerhin — 4, 5, 6, 7 Jahre — durchgeführte Inzuchten waren. So von: *Rhegmaphila alpina* BELL. (von Digne) 1887—1893, *Lasiocampa quercus* var. *alpina* FREY (Maloja Eng.) 1890—1900, *Aglia tau* L. (Zürich, Mühlhausen, Thür., Garsten, Ob.-Oest.) 1885—1888, 1887—1893, 1905—1912, *Callimorpha dominula* var. *persona* HB. (Florenz) 1890—1895. Im ganzen handelt es sich in den bei diesen Inzuchten erhaltenen Individuen, die Ausgangsgeneration stets mitgerechnet, um etwas mehr als zwölftausendzweihundert Falter. Und nun die Zahl der darunter aufgetretenen gynandromorphen Individuen?

a) In den Zuchten von *Aglia tau* L. von 1885 (1886) bis 1888 (1889), im ganzen 1003 Exemplare, traten unter dem Zuchtmaterial von 1885 (220 Exemplare) im Mai 1886 vier gynandromorphe Individuen auf (cfr. STANDFUSS, Entomol. Zeit. Stettin 1886 p. 320—322). Sie stammten von einem bei Mühlhausen in Thüringen im Freien

¹⁾ STANDFUSS, M., Einige Andeutungen bezüglich der Bedeutung, sowie über Verlauf und Ursachen der Herausgestaltung des sexuellen Färbungsdimorphismus bei den Lepidopteren. Mitt. Schweiz. Entom. Ges. XII.

²⁾ Man vergleiche zu dieser Frage die mir soeben zugehende, ebenso lichtvolle als tiefgründige Arbeit meines Freundes Arn. LANG: „Erklärungsversuche des Gynandromorphismus“ in Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Band VIII, Heft 3, 1912, p. 234—249.

gefundenen Weibchen von *Agria tau* L., das offenbar von einem Männchen der mut. *ferenigra* TH. MG. gepaart worden war, denn die vier Falter zeigten ein mosaikartiges Gemisch von *tau* normal und mut. *ferenigra*. Als direkt aus der freien Natur stammend können sie der Inzucht gewiß nicht auf Rechnung gesetzt werden. Die weiteren dieser Inzuchten von 1886 (1887) bis 1888 (1889) ergaben kein gynandromorphes Individuum mehr.

b) *Lasioe quercus* var. *alpina* FREY 1896 (1897) bis 1900 (1901), im ganzen 825 Exempl., lieferte in der ersten Inzucht 1897 (Mai 1898) unter 203 Faltern einen gynandromorphen. Bei den weiteren Inzuchten 1898 (1899) bis 1900 (1901) erschien kein mannweiblicher Falter mehr.

c) Die lange, noch gegenwärtig in vollem Flusse befindliche Zuchtreihe von *Agria tau* L. 1905 (1906) bis 1911 (1912), im ganzen bisher 5398 Exemplare aus 79 getrennt erzeugten Bruten, aus denen jedes einzelne Falter-Individuum, seinem Typus nach, für mendelistische Vererbungsstudien gebucht wurde, ist zwar keine Inzucht in strengstem Sinne des Wortes, immerhin aber ein stetes Hin- und Herpaaren zwischen in engster Blutsverwandtschaft stehenden Bruten, denen von außen her bis 1911 nur einmal, im Mai 1907, frisches Blut zugeführt wurde. Es resultierten: 1907 (1908) unter 800 Faltern ein gynandromorphes Exemplar der mut. *melaina* GROSS, 1908 (1909) unter 988 Faltern zwei gynandromorphe Exemplare aus einer Brut stammend, beide der mut. *ferenigra* TH. MG. angehörend. 1909 (1910) unter 1109 Faltern zwei gynandromorphe Exemplare aus verschiedenen Bruten, das eine der mut. *melaina* GROSS, das andere der ab. *weismanni* STDF. zugehörig, 1911 (1912) unter 581 Faltern ein gynandrom. Exemplar der ab. *weismanni* Stdf. Die übrigen drei der bisherigen Zuchten dieser Versuchsreihe 1905—1912 mit *Agria tau* L., im ganzen 1920 Individuen, wie die lange, reine Inzuchtsrie 1887—1893 mit *Agria tau* L., 1221 Individuen, ebenso die Inzuchten 1887—1893 mit *Rhegmaphila alpina* BELL., 379 Individuen, und 1890 bis 1895 mit *Callimorpha dominula* var. *persona* HB., 3400 Falter, ergaben auch nicht ein einziges gynandromorphes Exemplar.

Im äußersten Falle also, wenn wir nämlich die *Agria tau*-Zuchten 1905—1912 als Inzuchten bewerten, können wir auf reichlich 12 200 Individuen sieben Exemplare, wovon eines auf *Lasioampa quercus* var. *alpina* FREY cfr. b und sechs auf *Agria tau* L. cfr. c treffen, rechnen, welche in Inzuchten fielen.

Indes es ist gewiß zu betonen, daß nur das eine einzige Individuum von *quercus* var. *alpina* in eine wirkliche Inzucht im engeren Sinne des Wortes fällt, und zwar gleich in die erste Inzucht. Die weiteren lieferten keinen mannweiblichen Falter mehr, was doch bei Begünstigung der Entwicklung gynandromorpher Individuen durch Inzucht zu erwarten gewesen wäre.

Auf Grund der angeführten, wie anderer hier nicht genannter Tatsachen aus langjährigen Zucht-Experimenten können wir die GOLDSCHMIDT'sche Annahme: „Fortgesetzte Inzucht begünstigt bei den Lepidopteren die Entwicklung gynandromorpher Individuen“ als eine allgemein gültige nicht anerkennen. Eine ganz spezifische Veranlagung aber von *Lymantria dispar* in dieser Richtung ist kaum anzunehmen.

Viel mehr ist hier doch wohl der Gedanke zu erwägen, ob bei den BRAKE'schen Zuchten nicht vielleicht deshalb gynandromorphe Individuen von der fünften Inzucht an auftraten, weil ein Rassenmischlingsmännchen sich unbemerkt eingeschlichen hatte, zumal BRAKE vielen, auch solcher Männchen die Freiheit schenkte. Wir kommen auf diese Dinge sofort bei der Erwähnung der von meinem Kollegen A. SCHWEITZER und mir ausgeführten Zuchten zurück.

2. Den zweiten Punkt brauchen wir nur kurz anzuführen, denn auch auf ihn ist im folgenden noch einzugehen. GOLDSCHMIDT mißt den Männchen der *Lym. dispar* var. *japonica* MOTSCH. zwar eine größere Vererbungsenergie bei als den europäischen Männchen der Art. Er stellt aber nicht in Rechnung, daß sich unter den Männchen der japanischen Rasse mindestens zwei Formen finden, die sich durch verschiedene Stufen der Verdunkelung des Falterkleides — wie dies pag. 112 eingehender erörtert wird — gut voneinander unterscheiden.

Da diese Stufen vererbt werden, ist mit ihnen zu rechnen.

*

*

*

Von 1909 ab machten dann auch mein liebenswürdiger Kollega an unserer eidgen. technischen Hochschule, A. SCHWEITZER, und ich selbst hierher gehörende Zuchtversuche. SCHWEITZER hatte im Sommer 1908 Kreuzungen zwischen var. *japonica* ♂ und *dispar* ♀ durchgeführt. Die verwendeten Männchen waren wenigstens als solche von dem Lieferanten der Puppen bezeichnet worden. Acht Gelege dieser Kreuzung, also von $\frac{\text{dispar var. japonica MOTSCH. } \sigma}{\text{dispar } \varnothing \text{ Europa}}$ wurden 1908,09 überwintert.

Von diesen 8 Gelegen behielt er selbst 6, 2 überließ er mir. Von diesen 2 Gelegen ergab nur das eine Raupen, welche 32 männliche und 15 weibliche Puppen lieferten. Es entwickelten sich daraus (im Juli und August 1909) 25 ♂ und 9 ♀ Falter (7 männliche und 6 weibliche Puppen starben ab).

Von den 25 ♂ Faltern waren 5 etwa so dunkel wie die schwärzlichen var. *japonica* ♂, 16 etwa so dunkel wie die *dispar* ♂, 5 sogar heller als die *dispar* ♂.

Die 8 weiblichen Falter (1 ♀ fiel, weil vollkommen verkrüppelt und fast schuppenlos, außer Betracht) zeigten alle das dunkle Farbenkleid der Männchen.

2 davon waren etwa so dunkel wie schwärzliche ♂ der var. *japonica*, 6 etwa von dem Farbenton der ♂ von *dispar*.

Die Fühler aller dieser Falter besitzen wesentlich längere Kammzähne als typische ♀.

Die Afterwolle fehlt, die Behaarung des Hinterleibes zeigt sich in eigentümlicher Weise verklebt. (Weitere Untersuchungen zeigten, daß diese eigenartige Behaarung der letzten Segmente des Hinterleibes doch als modifizierte Afterwolle zu deuten sei.)

Der Eierschatz ist durchweg ein sehr geringer. Zwei Weibchen, welche ich anatomierte, besaßen das eine nur 29, das andere 32 Eier in ihren Ovarien (statt 250 bis 500 normal). Für weitere Untersuchungen waren diese beiden Weibchen leider nicht mehr frisch genug.

Eine Paarung zwischen diesen ♂ und ♀ war nicht möglich, da die sehr kurzlebigen ♂ fast vollkommen vorüber waren, als die ersten weiblichen Falter ausschlüpfen.

Kollega SCHWEITZER erzog 1909 aus den sechs übrigen Eiablagen, die er nicht getrennt hielt, und welche, wie gesagt, aus der gleichen Rassenkreuzung $\frac{\text{var. japonica } \sigma}{\text{dispar } \varnothing}$

stammen sollten, eine große Menge männlicher Falter (er händigte mir gegen hundert davon ein) und eine kleinere Anzahl (etwa 16 Stück) weiblicher Falter. Die männlichen Falter etwa von der Größe stattlicher europäischer *dispar* ♂ zeigen nicht so weitgehende Färbungsunterschiede voneinander, wie die von mir erhaltenen. Von den weiblichen Faltern sind nur zwei dem von mir ausschließlich erzeugenen, eigenartigen Typus durchaus gleich. Alle übrigen weiblichen Falter, kümmerliche, kleine Geschöpfe,

sind von diesen zwei stark verschieden. Sie zeigen nämlich das Kleid normaler weiblicher Individuen. Der Grundton der Färbung ist etwa der von var. *japonica* ♀, die Fühlerkämme kurz, von typisch weiblichem Gepräge, die Afterwolle ganz normal entwickelt. Der Eiersatz der Weibchen bleibt hinter dem normaler Weibchen stark zurück.

Das SCHWEITZER'sche Zuchtergebnis war also wesentlich von dem meinen verschieden. Nur eine Brut, der vielleicht die zwei ausgesprochen gynandromorphen Weibchen entstammten, war möglicherweise der meinen analog gewesen.

Entweder, so sagte ich mir — die BRAKE'schen Experimente waren mir damals noch nicht bekannt — gehörten die von SCHWEITZER verwendeten Männchen nicht durchweg der reinen Rasse var. *japonica* an — oder die Männchen von var. *japonica* sind in ihren erblichen Eigenschaften nicht alle gleichwertig.

Bezüglich der ersten Annahme wußte ich ja aus langjähriger Erfahrung, daß das Männchen von *dispar* nicht nur zu den sehr fluggewandten, sondern auch zu den überaus paarungslustigen und zudringlichen Spinnern gehört, welche durch enge Fugen und Spalten zu ihren Weibchen zu gelangen wissen. Dem zuverlässigsten und sorgfältigsten Beobachter kann darum, namentlich in der Dunkelheit, denn die Männchen beider Rassen fliegen und paaren sich gelegentlich auch in diesen Stunden, leicht eine ungewollte Durchkreuzung seiner Zucht-Experimente durch eingeschlichene Männchen zustoßen. Vielleicht entstammte so mein Gelege und eines von SCHWEITZER, welches die beiden gynandromorphen Weibchen ergeben hatte, der Paarung zwischen einem Männchen von $\frac{\text{var. japonica } \sigma}{\text{dispar } \varphi}$, oder $\frac{\text{dispar } \sigma}{\text{var. japonica } \varphi}$, das sich seinerzeit einzuschleichen wußte, und einem *dispar* (Europa) ♀, alle übrigen Gelege aber der angegebenen Herkunft $\frac{\text{var. japonica } \sigma}{\text{dispar } \varphi}$.

Die zweite Vermutung: „einer Ungleichwertigkeit der erblichen Eigenschaften der var. *japonica* ♂“ gründete sich auf die Kenntnis der verschiedenen Stufen der Verdunkelung, welche die verschiedenen Männchen dieser Rasse in ihrer Gesamtfärbung aufweisen. Da diese Stufen auch vererbt werden, so hielt ich es für ziemlich wahrscheinlich, daß es sich hier bei diesen var. *japonica* ♂ um einen Fall der von meinem Freunde ARNOLD LANG als Polymerie bezeichneten Erscheinung handeln könnte, d. h. um die Tatsache, daß ein und dasselbe Merkmal nicht nur durch eine Grundanlage in den Keimzellen, ein Gen, sondern durch zwei oder drei, vielleicht noch mehr selbständig mendeibde Gene¹⁾ bedingt ist.

Auf die damaligen (1900) weiteren damit zusammenhängenden Erwägungen zur Erklärung der eigenartigen Ergebnisse dieser Rassenkreuzungen wollen wir hier nicht eingehen.

Infolge der so widerspruchsvollen Resultate unserer Zucht-Experimente publizierte im Jahre 1900 weder Kollega Schweitzer noch ich etwas über dieselben. Übrigens hatte SCHWEITZER 1909 eines der kümmerlichen Weibchen mit einem seiner Männchen zur Paarung gebracht und mir die Eier übergeben. 1910 resultierten daraus 15 Falter (9 ♂, 6 ♀). Die Weiterzuchten ergaben: 1911 73 Falter (42 ♂, 31 ♀); 1912 nur noch 7 Falter (4 ♂, 3 ♀). Wir wollen diese Zuchtergebnisse aus den Jahren 1910, 1911, 1912 hier nicht näher charakterisieren.

¹⁾ Cfr. die vorzügliche Arbeit: „Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen“, H. NILSSON-EHLE Lund 1909, HAKAN OHLSSON's Buchdruckerei, welche die Erscheinung der Polymerie zuerst nachwies.

Da alles das bisher von SCHWEITZER und mir seit 1909 erzogene Faltermaterial nicht genügte, um eine auf eigener Erfahrung beruhende Einsicht in die hier vorliegenden, ebenso interessanten als verwickelten Probleme der Vererbung und Geschlechtsbildung zu gewinnen, so beschlossen wir beide, die Experimente von Grund auf neu aufzubauen. Wir beschafften uns daher beide im Winter 1911/12 reichlich Eiermaterial aus der freien Natur, sowohl direkt von Japan, von der var. *japonica* Motsch., als von der europäischen Rasse der *Lymantria dispar* L., so daß wir beide gegenwärtig (Winter 1912/13) sehr genügend Eiermaterial der beiden Rassenmischlinge wie der reinen Rassen besitzen.

Erfreulicherweise vermögen wir nun die Bedenken von STANDFUSS völlig zu zerstreuen. Sie richten sich gegen zwei Punkte: einmal dagegen, daß das Ausgangsresultat, der Ausfall der Kreuzung *dispar* ♀ × *japonica* ♂, ein normales sei, und dann gegen das Inzuchteresultat. Was den ersten Punkt betrifft, so meint STANDFUSS, wenn wir ihn recht verstehen, daß eines der Elterntiere bereits ein Bastard war. Wir meinen nun allerdings, daß dann das Resultat noch unbegreiflicher wäre, besonders in all den Fällen, in denen die F₁ ♀ ausnahmslos gynandromorph waren. Die Annahme wird aber erstens dadurch widerlegt, daß wir Kreuzungen besitzen, bei denen derartiges gänzlich ausgeschlossen ist, und sodann durch die Übereinstimmung in den Resultaten mehrerer Beobachter. In unseren Kulturen ist eine ungewollte oder unkontrollierte Kopula ausgeschlossen. Die Puppen werden bereits nach Geschlechtern getrennt und in den ganz aus Holz, Drahtgeflecht und Glas konstruierten Kästen aufbewahrt, aus denen ein Entweichen oder Zufliegen ausgeschlossen ist. In den ganzen Jahren ist tatsächlich nie ein Exemplar unbeobachtet ausgekommen, bis auf ein *monacha* ♀. Die Kopulation geschieht in Gläsern, die mit Nesselstoff geschlossen sind, der durch ein starkes Gummiband angepreßt wird. Die in dieser Arbeit geschilderten F₁-Kulturen wie die der früheren stammten von direkt importiertem *japonica*-Material und *dispar*-Freilandgelegen. Außer unseren eigenen Kulturen, für deren Reinheit wir einstehen können, liegen aber genau die gleichen Resultate von seiten mehrerer Züchter vor: 1. BRAKE, der importierte *japonica* und Freiland-*dispar* benutzte. Seine Protokolle, die uns vorlagen, sind von unglaublicher Gewissenhaftigkeit, verzeichnen jeden kleinsten Umstand, wie die Bewölkung zur Zeit der Kopula. Ein so schweres Versehen ist ihm nicht zuzutrauen. 2. Ich kaufte 1911 von Herrn HERING-STETZSCH Material von *dispar* ♀ × *japonica* ♂. Auf Anfrage konnte mir dieser Züchter aus seinen Protokollen genaue Mitteilungen über das Material machen, an deren Richtigkeit zu zweifeln kein Grund vorliegt. Bei mir schlüpften ausschließlich gynandromorphe ♀ ♀, in seinen Zuchten nach seiner Mitteilung ebenfalls. 3. Wir kauften 1912 in Stuttgart eine F₂-Kultur, in der nach

den inzwischen erhaltenen Ergebnissen $\frac{1}{8}$ männliche Gynandromorphe zu erwarten waren (was wir damals nicht wußten; die Zucht wurde als nicht selbst ausgeführte in dieser Arbeit gar nicht erwähnt). Sie traten tatsächlich auf. 4. STANDFUSS und SCHWEITZER erhielten selbst in einer Kultur das gleiche Resultat. 5. Durch ein Referat werden wir auf eine Notiz aufmerksam gemacht¹⁾, in der ein Züchter unter dem Titel „Ein merkwürdiges Zuchtergebnis“ berichtet, daß er aus *dispar* ♀ × *japonica* ♂ 460 Falter züchtete, die ausschließlich Männchen waren. Dabei waren jedenfalls die Weibchenmännchen als Männchen registriert.

Die Tatsachen dürften also schon einwandfrei sein. Eine andere Frage ist es, mit welcher Regelmäßigkeit dies Resultat zu erwarten ist. Es steht ja jetzt bereits fest, daß der Ausfall sowohl vom verwendeten *japonica*- wie *dispar*-Material abhängt. Es können das Sippendifferenzen sein oder auch individuelle. Wir erhielten in diesem Jahr aus 6 Geschwisterkreuzungen identische Resultate. Wir halten es aber für sehr möglich, daß es auch Stämme geben kann, in denen die Individuen verschiedene Potenz haben. Die Entscheidung kann leicht gefällt werden: wir werden sie im Jahre 1915 voraussichtlich besitzen.

Kehren wir nach dieser Abschweifung nun zur Inzuchtfrage zurück. Bis unser eigenes Material so weit ist, sind wir dabei auf den BRAKE'schen Inzuchtstamm angewiesen. Nun können wir allerdings nicht den direkten Beweis antreten, daß BRAKE nie eine unfreiwillige Bastardierung unterlaufen ist. Aber indirekt läßt er sich auf verschiedene Arten führen. Der wichtigste Weg ist der der morphologischen Analyse der beiden Rassen und ihrer Kreuzungsprodukte. Wir haben sie bereits zu einem großen Teil durchgeführt und können nun auf Grund unserer (später zu veröffentlichenden) Kenntnisse sagen, daß die BRAKE'sche Inzuchtkultur eine reine *japonica*-Zucht ist. Aber auch die im folgenden mitzuteilenden neuen Zuchtergebnisse beweisen dies.

STANDFUSS hält es auf Grund seiner Erfahrungen nicht für wahrscheinlich, daß Inzucht den Gynandromorphismus hervorrufe und meint, daß es nicht wahrscheinlich sei, daß *dispar* da eine spezifische Veranlagung habe. Nach all den anderen Resultaten der *dispar*-Kreuzungen sehen wir uns aber gezwungen, *dispar* da eben doch eine spezifische Veranlagung zuzuschreiben. Allerdings müssen wir eines zufügen: die Inzucht wurde als Ursache der Potenzverschiebung angesehen, weil keine andere Ursache ersichtlich war. Es könnte aber

¹⁾ RICHTER, A. Intern. entomol. Zeitschr. Guben III. p. 220 1909/10.

auch sein, daß die Inzucht selbst nicht die Ursache war, sondern die Zucht unter den ungewohnten Bedingungen. Versuche zur Klärung auch dieser Frage sind eingeleitet.

β) Neue Versuche.

Die weiteren Versuche mit dem Inzuchtmaterial mußten vor allem erstreben, Beweise dafür zu erbringen, daß hier die Potenz der Geschlechtstaktoren tatsächlich herabgesetzt war. Wenn man diese Objekte mit *dispar*- und *japonica*-Material paarte, dessen Verhalten aus anderen Kreuzungen schon bekannt war, so mußte Klarheit zu gewinnen sein, ob und wie weit der Faktor G und der Faktor A, eventuell auch F und M in ihrer Potenz beeinflußt sind.

Was zunächst die reinen Inzuchtkulturen betrifft, so blieb ihr Verhalten 1912 und 1913 dasselbe wie früher. 1912 lieferte die 7. Inzucht 22 ♂ : 20 gynandrom. ♀ : 9 ♀ ♀. Der Gynandromorphismus war der 1. Stufe, also nur Farbleid und Fühler betreffend. Auch 1913 erschien wieder das gleiche Resultat. Es wurde sowohl ein normales ♀ von 1912, wie ein gynandromorphes gepaart, und zwar beide mit dem gleichen ♂. Das Resultat waren die 8. Inzuchten:

T₂₁ 1913 normales Inzucht-♀ × dschl. ♂

4 ♂ : 3 gynandr. ♀ : 2 ♀

Die Kultur war äußerst empfindlich und gedieh sehr schlecht.

T₂₂ 1913 gynandrom. Inzucht-♀ × dasselbe ♂

39 ♂ : 62 gynandrom. ♀ : 15 ♀.

Die gynandromorphen ♀ dieser Inzucht entsprechen völlig den in der früheren Arbeit abgebildeten. Der Ausfall der Zuchten spricht bereits dafür, daß in der Inzuchtkultur stets G zu G abgeschwächt ist, A dagegen von starkem zu schwachem Zustand fluktuiert. Da das A des ♀ stets vom Vater stammt, so muß der gleiche Vater mit gynandromorphen oder normalen ♀ ♀ das gleiche Resultat erzeugen. Das bestätigte sich auch in den weiteren Zuchten.

Die Potenzhöhe von G und A war nun erstens zu prüfen durch Kreuzung von *japonica*-Inzucht ♀ mit *dispar* ♂. Wäre das G der *japonica* bereits tiefer gesunken als das *dispar*-G, so könnten aus dieser Kreuzung gynandromorphe ♀ entstehen, wenn nicht, mußte sie nur normale Individuen liefern. Letzteres war der Fall:

T₁₇ 1913 normales Inzucht-♀ × *dispar* ♂

55 ♂ : 60 ♀

T₁₈ 1913 gynandrom. Inzucht-♀ × *dispar* ♂

4 I ♂ : 38 ♀

Der identische Ausfall der beiden Zuchten macht es wieder wahrscheinlich, daß bei normalen wie ingezüchteten *japonica* ♀ G gleich schwach ist und nur A schwankt.

Sodann waren die Inzuchttiere zu paaren mit hochpotenten *japonica*-Stämmen. Es wurden die *japonica* benutzt, die mit *dispar* ♀ ausschließlich Weibchenmännchen geliefert hatten. Das Resultat war:

1. T₁₉, 1914 Inzucht-♀ normal × *japonica* ♂
47 ♂ : 35 gynandromorphe ♀

Der Gynandromorphismus steht größtenteils auf der 2. Stufe, also höher wie der Inzuchtgynandromorphismus, tiefer wie der bei Kreuzung von *dispar* ♀ × *japonica* ♂ in den früheren Mitteilungen. Zwei Weibchen sind auf Taf. 1 in der ersten Reihe abgebildet, außerdem die ganze Kultur wegen ihrer Wichtigkeit in Textfig. 12. Als Vergleichsobjekt für die gynandromorphen ♀ benutze man das ♀ der Textfig. 5a.

2. T₂₃, 1913 Inzucht-♀ gynandromorph × das gleiche ♂.

11 ♂ : 19 gynandrom. ♀ : 1 ♀ fast normal.

Der Gynandromorphismus steht auf der gleichen Stufe wie in der vorigen Kultur.

Diese beiden Zuchten beweisen auf das exakteste, daß die Inzucht-♀ sich den normalen *japonica* ♂ gegenüber genau so verhalten, als ob sie relativ hochpotente *dispar* ♀ wären. Die Stufenleiter in der Potenz der Faktoren G lautet somit von unten nach oben: *dispar* ♀ aus der Weibchenmännchen liefernden Sippe — *dispar* ♀ aus der hochgradig gynandromorphe ♀ liefernden Sippe — Inzucht-*japonica* ♀ — *japonica* ♀.

Die reziproke Kultur *japonica* ♀ × Inzucht-♂ durfte natürlich nur normale Individuen liefern. Hier kam ein unverständliches Resultat:

T₂₀ 1913 *japonica* ♀ × Inzucht ♂

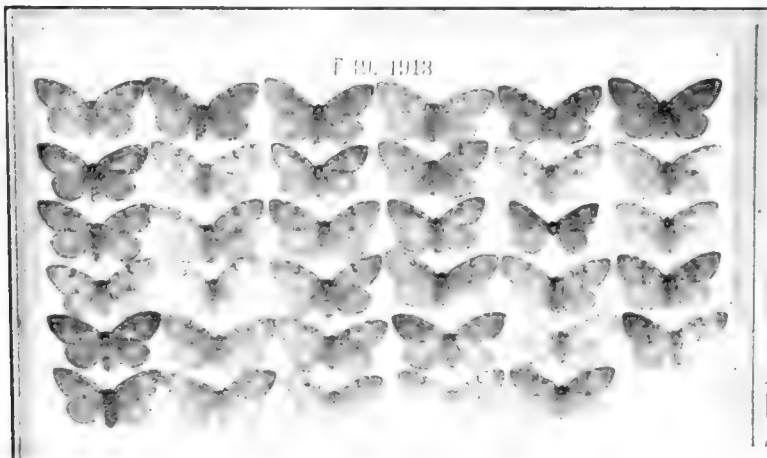
30 ♂ : 46 ♀ : 1 schwach gynandr. ♀ : 1 mitteldst. gynandr. ♀

Die beiden gynandromorphen Individuen bleiben unverständlich. Sollten sie vielleicht auf einem Zuchtfehler beruhen, derart, daß beim Reinigen aus Versehen zwei Raupen aus der Nachbarkultur T₁₉ unbemerkt am Pinsel hängen blieben? Trotz aller Vorsicht kann das ja einmal bei mehr als 10 000 Raupen vorkommen.

Durch diese neuen Zuchten ist wohl mit Sicherheit die Richtigkeit der früheren Annahme in bezug auf die Potenzschwächung von G in der Inzuchtkultur erwiesen.

Der Faktor A aber erwies sich als schwankend. Auch seine Potenz läßt sich bestimmen. Es hatte sich gezeigt, daß normale wie gynandromorphe Inzuchtweibchen mit *japonica* ♂ mittelstark gynandromorphe

♀ ♀ erzeugten. Dieselben ♀ ♀ erzeugten mit Inzucht-♂♂, teils schwach gynandromorphe, teils normale ♀ ♀. Daraus folgt, daß die Faktoren A der Inzucht-♂♂ niedriger potenziert sein müssen als die der normalen *japonica* ♂♂. Wie erklärt sich nun aber das konstante Auftreten normaler ♀ ♀ in den Inzuchtkulturen? Da gibt es zwei Möglichkeiten. Die eine ist die in der ersten Studie abgeleitete Anschauung, daß die Potenz einer gewissen Fluktuation unterworfen ist und daher die Individuen von der Plusseite der Kurve noch jenseits des epistatischen Minimums stehen, mithin normal werden. Die andere Möglichkeit ist die, daß die Potenzschwächung von A nach Art einer Mutation entstanden ist, so daß die ♂♂ häufig einen schwachen und einen starken



Textfig. 12. Die gynandromorphen ♀ der Kultur T 19 1912. (Die heller erscheinenden sind bei der Copula abgeflogen. Das Klischee ist sehr schlecht.)

A-Faktor besäßen, also $GGAA$ hießen. Dann müßten sie mit Inzucht-♀♀ zur Hälfte gynandromorphe und zur Hälfte normale ♀♀ erzeugen, nämlich GGa (oder auch $GGAa$) und $GGAa$. Ein bisher noch nicht genanntes Zuchtresultat spricht für die letztere Auffassung. Es ist die Kreuzung eines *dispar* ♀ aus jener Weibchenmännchen ergebenden Sippe mit einem *japonica*-Inzucht ♂:

$$T_{16} \ 1913 \ \textit{dispar} \ ♀ \times \textit{Inzucht-japonica} \ ♂ \\ 102 \ ♀ : 27 \ \text{Weibchenmännchen} : 43 \ ♀$$

Wenn das *japonica* ♂ tatsächlich $GGAA$ resp. (FG) (MA) (MA) hieß, so ist dies Resultat das erwartete. (Denn nach obigen Ausführungen sind ein Teil der ♂♂ als völlig umgewandelte Weibchenmännchen aufzufassen, so daß das richtige Verhältnis erreicht wird.)

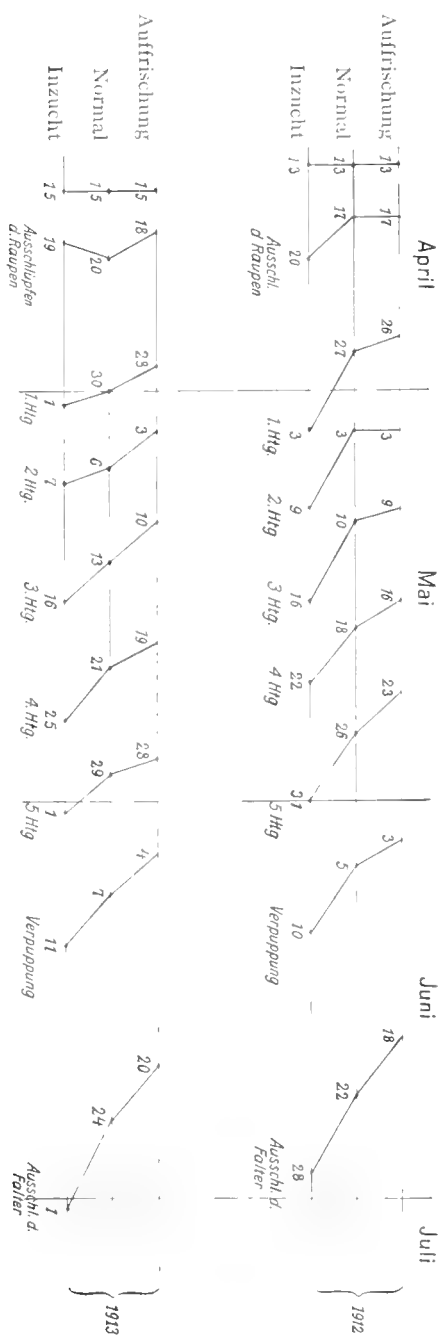


Fig. 13. Tabelle der Zuchtdata für Normal-, Inzucht- und Aufzuchtungskulturen.

Soweit die Tatsachen. Hoffentlich werden die Ergebnisse der nächsten Jahre die noch vorhandenen Unklarheiten weiter beseitigen.

γ) Anhang: Biologisches zur Inzucht.

Anhangsweise seien ein paar Bemerkungen über die biologische Wirkung der Inzucht beigelegt. Es ist ja bekanntlich viel über Nutzen und



Textfig. 14. Erklärung im Text.

Schaden der Inzucht gestritten worden. Die folgenden Daten beweisen, daß bei *L. dispar* die Inzucht in 8 und 9 Generationen sicher schädlich ist. Schon BRAKE hatte mitgeteilt, daß seine Inzuchtkulturen schlecht gediehen, und wir können das vollauf bestätigen. Bemerkenswert erscheint aber, daß die Inzuchtauffrischungen mit neuem Blut ganz besonders gut gediehen. Am klarsten zeigt dies ein Vergleich der

Entwicklungszeiten der Inzuchtkulturen mit Normalkulturen und Auffrischungen. Die Inzuchtkulturen bleiben dabei immer weiter zurück, während die Auffrischungskulturen an der Spitze stehen. In der Tabelle (Fig. 13) sind für je 3 solche Kulturen 1912 und 1913 die Daten für Ausschlüpfen der Raupen, die 5 Häutungen, Verpuppung und Ausschlüpfen des Falters leicht verständlich eingetragen. Das Gesagte wird daraus ohne weiteres klar. Natürlich waren alle Kulturen identisch gehalten. Als drastische Illustration diene vorstehende Photographie Fig. 14. Sie gibt Individuen aus den 3 Kulturen 1912, aufgenommen am 21. Mai, wieder. Die größten Tiere gehören der Inzuchtauffrischung an und stehen schon vor der 5. Häutung, die mittleren sind reine *japonica* und haben die 4. Häutung hinter sich, die kleinsten sind die Inzuchttiere, die noch vor der 4. Häutung stehen. Natürlich sind alle Individuen in ihrer Kultur mittelgroß, die Schwankungen innerhalb einer Kultur sind auf diesem Stadium ohnedies minimale.

Tafelerklärung.

Tafel 1.

Farbenphotogramme direkt nach den Originalen gefertigt von A. BRUCKMANN, A. G. München. Oben zwei mittelstark gynandromorphe ♀ aus T₁₉ 1913.

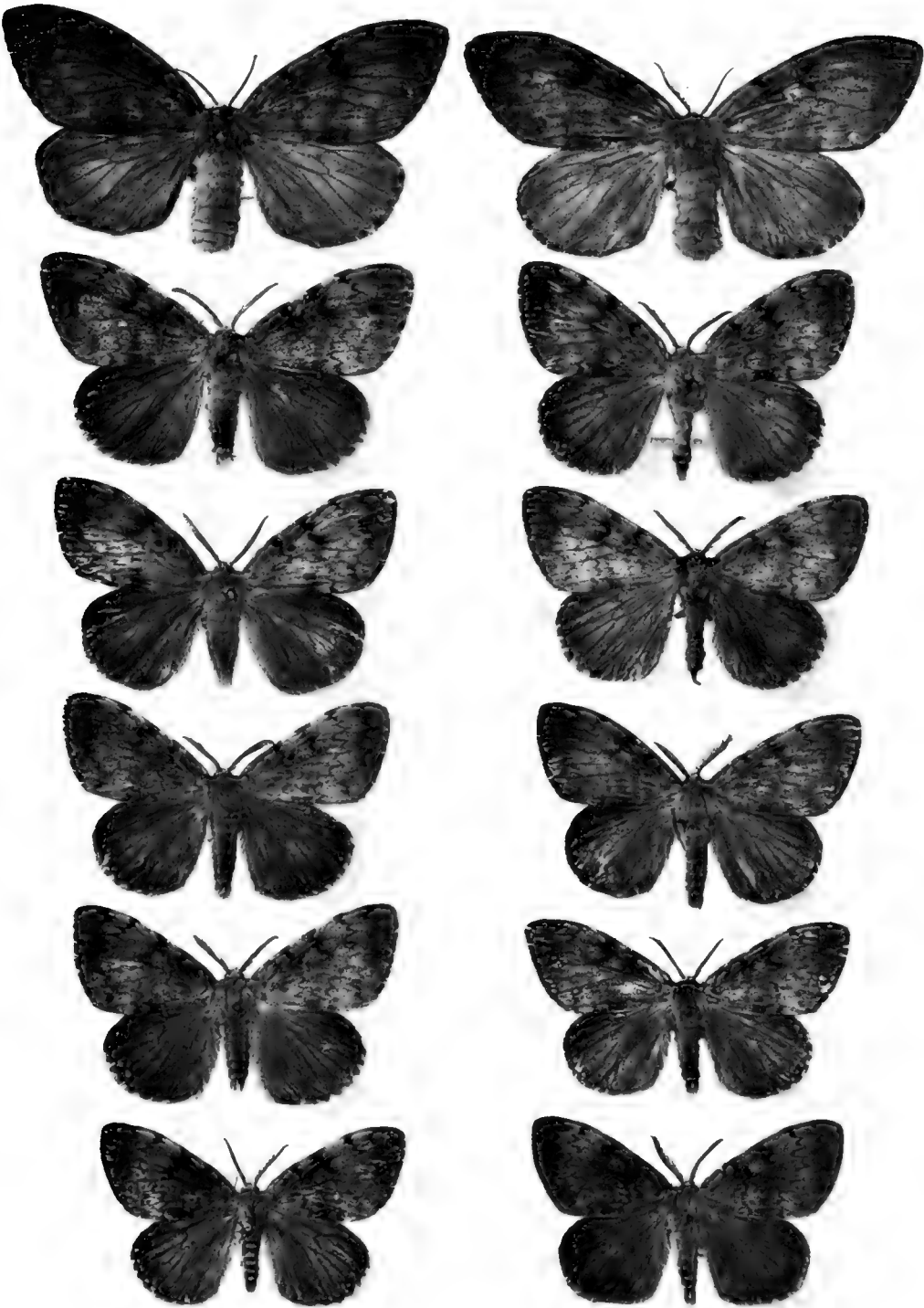
Unten rechts ein normales ♂, die übrigen Weibchenmännchen aus T₁₄ und T₁₆ 1913.

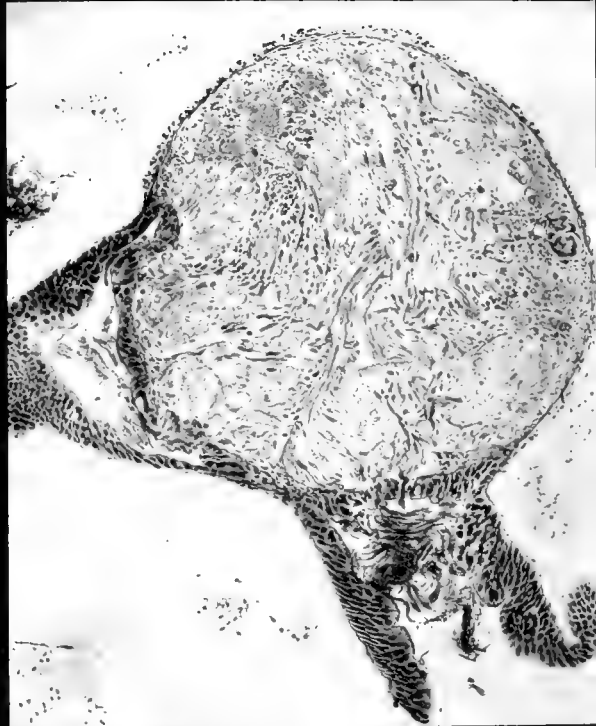
Tafel 2 und 3.

Mikrophotogramme von Schnitten durch Geschlechtsdrüsen, nach den Präparaten aufgenommen vom Photochemiker C. STEIN, München, und direkt, ohne jede Retusche, autotypisch reproduziert.

Fig. 1 normaler Hoden eines ♂.

Fig. 2—10 Hoden resp. Zwitterdrüsen von Weibchenmännchen aus Kultur T₁₄ 1913.







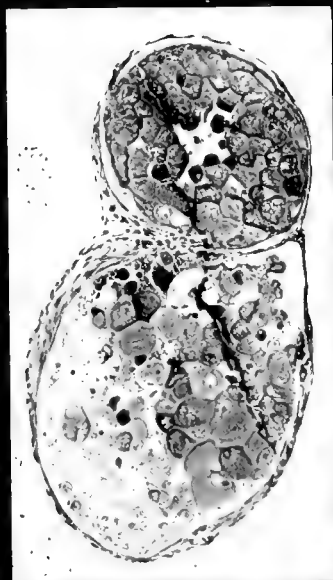
5



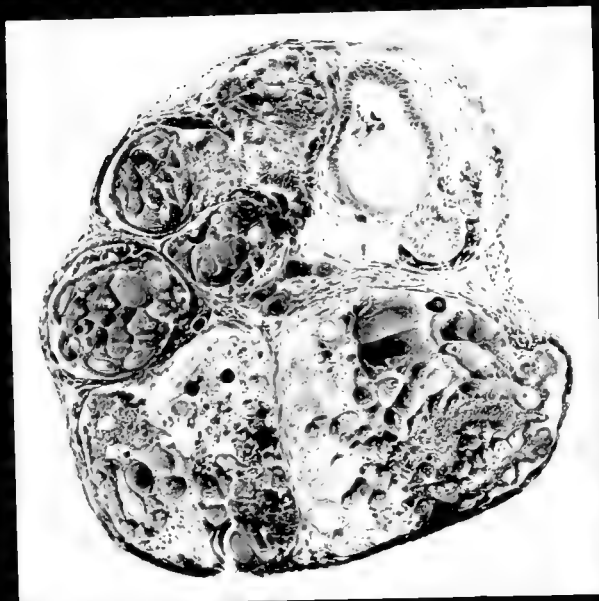
6



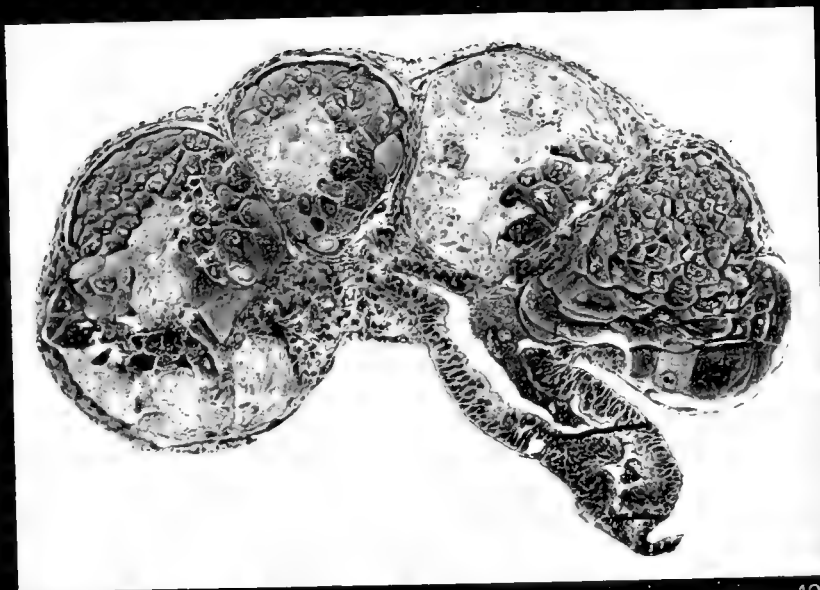
7



8



9



10

Studien an gynandromorphen Schmetterlingsbastarden aus der Kreuzung von *Lymantria dispar* L. mit *japonica* Motsch.

Mit einer Übersicht über Ursachen und Interpretation der Gynandromorphie bei Arthropoden überhaupt.

Von H. Poppelbaum, Frankfurt a. M.

Mit Tafel 4 u. 5.

(Eingegangen: 30. September 1913.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	317
II. Material und Methoden	318
III. Ergebnisse der Untersuchung	319
1. Die Flügel	320
a) Größe, Form, Farbe und Zeichnung	320
b) Flügelschuppen	321
2. Die Antennen	323
3. Die Keimdrüsen	326
4. Die Geschlechtswege	330
5. Die äußeren Genitalien	331
6. Verschiedenes	334
IV. Übersicht im Hinblick auf die Frage der Korrelation	336
V. Ursachen der Gynandromorphie	341
VI. Die Typen von Gynandromorphen und ihre Interpretation	346

I. Einleitung.

Für die in den letzten Jahren so vielfach erörterten Probleme der Geschlechtsvererbung und Geschlechtsdifferenzierung besitzt die Erscheinung der Gynandromorphie eine große Bedeutung, denn das Studium der Art und Weise, wie bei dieser Anomalie männliche und weibliche Merkmale an demselben Individuum gemischt auftreten, ist imstande, auf Zusammensetzung und Wirkungsweise des Geschlechtsfaktorenkomplexes Licht zu werfen.

Bei der Kreuzung unseres einheimischen Schwammspinners *Lymantria dispar* L. mit seiner größeren Varietät *japonica* Motsch treten

Gynandromorphe mit solcher Gesetzmäßigkeit auf, daß es GOLDSCHMIDT gelang, an diesem Objekt das erbliche Verhalten der Geschlechtscharaktere zu analysieren und daraus eine allgemeine Formel für die Geschlechtsvererbung überhaupt abzuleiten. Auch für eine morphologische Untersuchung der Gynandromorphen ist dieses Objekt wegen des stark ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus besonders geeignet, und GOLDSCHMIDT hat auch bereits das Studium der wichtigsten Organe in Angriff genommen.

Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung war es nun, diese Angaben zu ergänzen und das Verhalten einiger Organe in Betracht zu ziehen, die bisher noch nicht berücksichtigt worden waren, zum Beispiel Keimdrüsen und Geschlechtswege. Hierdurch wurde es ermöglicht, die Frage der Korrelation der Geschlechtscharaktere untereinander ausführlicher zu erörtern, was sich um so mehr empfahl, als GOLDSCHMIDT's Darstellung von anderer Seite kritisiert worden war (STECHE). Den Schluß bildet eine Zusammenstellung der bisher bekannt gewordenen Ursachen der Gynandromorphie sowie eine Übersicht über die Erklärungsversuche dieser Erscheinung.

* * *

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität München ausgeführt, dessen Direktor, Herrn Geheimrat v. HERTWIG, ich für sein liebenswürdiges Interesse meinen herzlichen Dank ausspreche. Besonderer Dank gebührt Herrn Professor GOLDSCHMIDT, sowohl für die Anteilnahme am Fortschreiten der Untersuchung wie für die stete Anregung, die er dabei gab, besonders aber auch für die Freigebigkeit, mit der er mir einen großen Teil seines früheren Untersuchungsmaterials zu erneuter Prüfung zur Verfügung stellte.

II. Material und Methoden.

Das lebende Material entstammte Kulturen aus dem Nachlaß des Entomologen BRAKE, die mir Herr Professor GOLDSCHMIDT zur Aufzucht überließ. Da diese aber nur schwach gynandromorphe Weibchen lieferten, bot das teils fixierte, teils getrocknete Material, das Herr Prof. GOLDSCHMIDT aus den eigenen Zuchten noch besaß, eine wichtige Ergänzung¹⁾; es waren in Formol konservierte Abdomina

¹⁾ Die BRAKE'sche Sammlung war vom Zoologischen Institut der Universität München erworben worden. Auch hiervon wurden einige Exemplare zum Studium der Hartteile herangezogen.

stark gynandromorpher Weibchen und eine große Anzahl fertig präparierter Kopulationsapparate und Antennen. Glücklicherweise lieferte eine gekaufte Bastardkultur unbekannter Zusammensetzung auch noch eine Anzahl gynandromorpher Männchen, deren Gonaden auf verschiedenen Entwicklungsstufen studiert werden konnten.

Die Flügel und Flügelschuppen wurden trocken untersucht, die Antennen nach Aufhellung in Nelkenöl, die Kopulationsapparate desgleichen, nach vorausgegangener Mazerierung in Kalilauge. Zur Fixierung der Gehirne, Keimdrüsen und Geschlechtswege dienten die Gemische von ZENKER, PERÉNYI, FLEMMING und CARNOY; zur Schnittfärbung wurde neben Eisenhämatoxylin namentlich EHRlich's Hämatoxylin benutzt, als Plasmafärbung wurde meist Eosin angewandt; für die Färbung von Schnitten durch reife Ovarien mit ihren dotterreichen Eiern erwies sich auch die Doppelfärbung Safranin-Lichtgrün als geeignet.

III. Ergebnisse der Untersuchung.

Bei Schmetterlingen ist die überwiegende Mehrzahl der beschriebenen Gynandromorphen dem inneren Bau nach weiblichen Geschlechts; nur vom Schwammspinner sind auch gynandromorphe Männchen erhalten worden. Beide Sorten treten unter ganz verschiedenen Bedingungen auf. Bei der Kreuzung eines *japonica*-Männchens mit einem *dispar*-Weibchen entstehen neben normalen Männchen ausschließlich gynandromorphe Weibchen; auch bei Bastardierung der Hybriden untereinander oder bei der Rückkreuzung mit den Stammarten erhält man nur gynandromorphe Weibchen in verschiedenem Prozentsatz, wie BRAKE und GOLDSCHMIDT darlegten. Gynandromorphe Männchen treten nur auf, wenn Bastardierung und Inzucht kombiniert werden; die Frage, in welcher Weise diese beiden Einflüsse zu gleichzeitiger Wirkung gebracht werden können, vermochte GOLDSCHMIDT 1912 noch nicht zu beantworten; jetzt wurde auch dieser Punkt geklärt, wovon demnächst berichtet werden soll. In allen Fällen des Auftretens gynandromorpher Männchen bleiben die Weibchen stets normal.

Außer in der Entstehungsweise unterscheiden sich weibliche und männliche Gynandromorphen auch morphologisch so bedeutend, daß von tatsächlichen Übergängen keine Rede sein kann. Wir werden im Laufe der folgenden Beschreibung erkennen, daß die Umstimmung nicht alle sekundären Geschlechtscharaktere zugleich erfaßt, daß sogar einige stets unverändert bleiben. Jedes gynandromorphe Tier verrät

also bei genauerer Untersuchung unzweideutig seine Zugehörigkeit zu einem bestimmten Geschlecht. Es empfiehlt sich daher auch, bei der Betrachtung der einzelnen Charaktere männliche und weibliche Gynandromorphen getrennt zu besprechen.

1. Die Flügel.

a) Größe, Form, Farbe und Zeichnung.

Die Verschiedenheit der Flügel in Größe, Form und Farbe in beiden Geschlechtern ist sehr auffallend, während die Zeichnung im wesentlichen dieselbe ist, so daß wir die Zahl und Ausprägung der Binden hier nicht berücksichtigen wollen, was sich schon der großen Variabilität wegen nicht empfiehlt. So hebt FEDERLEY große Unterschiede nach verschiedenen Lokalitäten hervor, verzeichnet ferner einige Abweichungen (z. B. Verbreiterung des „Mittelschattens“) als Folgen der in seinen Versuchen angewandten Temperatureinflüsse. Auch unter meinen Kulturen fand sich eine, in der alle Exemplare den bei FEDERLEY Tafel I Figg. 2 und 12 und bei KOSMINSKY (1909) Tafel 14 Figg. 6, 7 und 8 abgebildeten breiten Mittelschatten zeigten.

Die Größe und Form der Flügel und ihre Verschiedenheit in beiden Geschlechtern ist bekannt. Zusammen mit den verschiedenen Übergängen bei Gynandromorphen finden sie sich auf GOLDSCHMIDT's Tafel I abgebildet, so daß es nicht nötig ist, sie im einzelnen zu beschreiben. Anders ist es mit der Besprechung der Flügelfarbe; hierüber ist folgendes nachzutragen. Die Grundfarbe ist beim *dispar*-Weibchen stets reinweiß, beim Männchen von *dispar* kann sie grau bis braun sein; beide Geschlechter von *japonica* unterscheiden sich von *dispar* durch ein Mehr an Pigment, wodurch die weiblichen Flügel gelblich-weiß, die männlichen tiefbraun werden. Daß die dunklere Färbung hier auf Verdunkelung jeder einzelnen Schuppe beruht, nicht etwa auf Mosaikbildung heller und dunkler Schuppen, zeigt sich unter dem Mikroskope deutlich. Desto auffälliger ist es, daß die gynandromorphen Weibchen zwei Gruppen bilden: Die schwach Gynandromorphen zeigen lediglich eine mehr oder weniger auffällige Zunahme des Pigments auf dem ganzen Flügel (vgl. GOLDSCHMIDT Tafel I Figur 5, 6, 15); erst bei stark Gynandromorphen treten Mosaikbildungen in der Flügelfarbe auf. Der größte Teil der Flügelfläche hat männliche Färbung angenommen, nur einzelne Streifen und Flecken sind weiß (GOLDSCHMIDT Tafel I Figur 8, 11, 12). Es ist auffallend, daß die Verdunkelung bei den schwach Gynandromorphen den ganzen Flügel

betrifft, bei den stark Gynandromorphen nur einen Teil; wir stehen also vor der merkwürdigen Tatsache, daß bei stark männlicher Tendenz wieder rein weibliche Teile auftreten! Auch zwischen Form und Farbe der Flügel kann ein enger Zusammenhang nicht festgestellt werden: Sehr häufig sind die Flügel von weiblichem Schnitt und weiblicher Größe, trotzdem aber stark pigmentiert; ordnet man die Tiere einer Kultur nach Maßgabe der zunehmenden Verdunkelung der Flügel, so zeigt sich, daß an jeder Stelle der Reihe weibliche und männliche Gestalt der Flügel und alle Übergänge vorkommen können. Wir werden auf diese Tatsache unten noch eingehen.

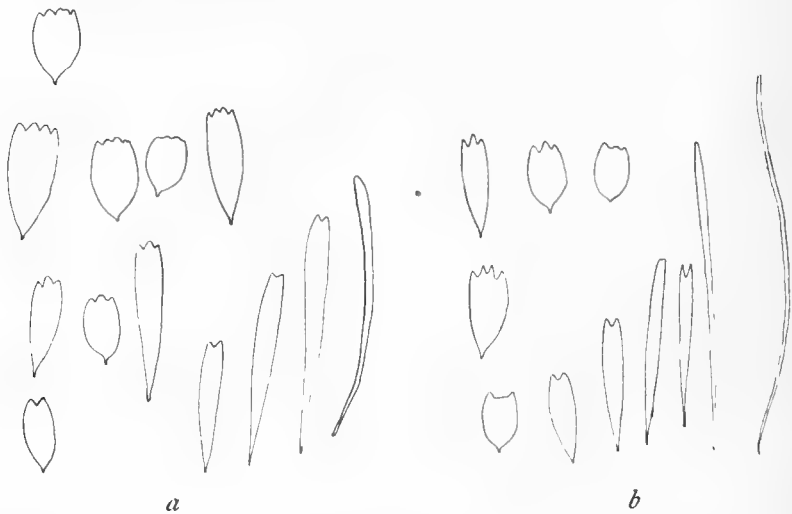
Bei den gynandromorphen Männchen war keine deutliche Veränderung der Flügelform und -größe in weiblicher Richtung zu finden. Was die Färbung anlangt, so findet sich nie eine allgemeine Aufhellung, sondern immer nur Mosaikbildung; es ist wohl angebracht, diesen Unterschied gegenüber den gynandromorphen Weibchen hervorzuheben. Die einzelnen Phasen des allmählichen Überwiegens der weißen Flügelpartien über die dunklen sind auf GOLDSCHMIDT's Tafel II abgebildet, zu der Erläuterungen überflüssig sind. Die Bänderung besteht bei diesem streckenweisen Ausfall des Grundpigments unverändert weiter.

b) Flügelschuppen.

Die Frage, ob in den Flügelschuppen des Schwammspinners sexuelle Unterschiede zutage treten, ist ganz verschieden beantwortet worden. FEDERLEY und KOSMINSKY bejahen sie, FRINGS verneint sie ausdrücklich.

Wenn wir von der Pigmentierung absehen, die im männlichen Geschlecht sehr stark ist, im weiblichen aber nahezu fehlt, so müssen wir allerdings feststellen, daß durchgreifende Unterschiede in Größe, Gestalt und Bezahnung der Schuppen nicht zu erkennen sind. Zwar ist die Bezahnung beim männlichen Geschlecht im allgemeinen schwächer ausgeprägt als beim Weibchen, auch ist sie bei *japonica* in beiden Geschlechtern undeutlicher als bei *dispar*, allein diese Differenzen sind nicht so klar, daß man aus einzelnen abgelösten Schuppen auf ihre Herkunft schließen könnte. Wie Textfigur 1a und b zeigt, finden sich vielmehr sowohl breite, kurze, mehrzählige, wie auch schmale, lange, meist zweizählige in beiden Geschlechtern. Ein deutlicher Unterschied ergibt sich aber bei Berücksichtigung der Verteilung: über den Flügelrippen und am Flügelrande sind zwar bei Männchen und Weibchen alle Schuppen stark verschmälert, faßt man aber bestimmte

Stellen der Flügelfläche, so etwa die Mitte der Oberseite des Vorderflügels ins Auge, so findet man hier beim Männchen nur einheitlich breite Schuppen, während beim Weibchen die breiten Grundschuppen von schmalen, meist zweizähligen Deckschuppen überragt werden. Im weiblichen Geschlecht sind also schmale und breite Schuppen auf der Flügelfläche überall gemischt, während die schmalen Schuppen beim Männchen auf die Flügelrippen und -ränder beschränkt sind. Dieser Unterschied tritt auch deutlich auf den Abbildungen von FEDERLEY und KOSMINSKY hervor. (FEDERLEY, Tafel 3, Fig. 2 und 9, und KOSMINSKY 1911, Tafel 6, Fig. 1 und 2.)



Textfigur 1. Schuppen von der Mittelzelle des Vorderflügels *a* beim Männchen, *b* beim Weibchen.

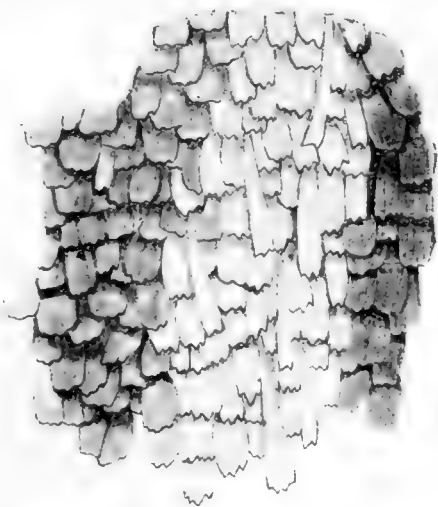
Die Schuppen der gynandromorphen Weibchen sind in den meisten Fällen in der Form völlig weiblich geblieben, eine Ausnahme machen nur die stark gynandromorphen Mosaiktiere. Hier haben die Flügel die männliche Beschuppung angenommen, nur auf den kleineren weißen Flecken zeigen die Schuppen noch den typischen weiblichen Dimorphismus. Textfigur 2 gibt eine solche Stelle mit ihrer nächsten Umgebung wieder. Hier sieht man ein Feld von dimorphen, pigmentlosen (weiblichen) Schuppen eingesprengt in die breiten, stumpfen, stark pigmentierten (männlichen) Schuppen. (Ein ähnliches Bild gibt TETENS auf seiner Tafelfigur 5 für *Gonepteryx rhamni*.)

Von den gynandromorphen Männchen wurde schon oben betont, daß sie stets Mosaikbildungen auf den Flügeln besitzen. Vergrößern

wir eine solche weiße Stelle stärker, so ergibt sich genau dasselbe Bild wie in Textfigur 2. Also auch hier ist eine strenge Scheidung von männlichen und weiblichen Teilen durchgeführt, und Übergänge fehlen.

2. Die Antennen.

In den Antennen findet sich bei normalen Tieren trotz einiger Fluktuation ein sehr ausgesprochener Geschlechtsdimorphismus, indem die Fühler beim Männchen stark gekämmt, beim Weibchen fadenförmig erscheinen. Wir wollen aber hier nur wenige Merkmale ins Auge fassen, die charakteristisch genug sind, um für die Antennen der Gynandromorphen die Aufstellung einer Reihe zu ermöglichen. Gliederzahl, Schaftdicke, Beschuppung, Pigmentierung, Zahl der Sinnesgruben (*Sensilla basiconica*¹⁾ usw. sind zwar nicht vollständig gleich, doch sind die Unterschiede entweder zu gering oder auch nicht konstant genug. Im folgenden berücksichtigen wir nur folgende Eigenschaften: Länge der Fiedern (auch das Verhältnis der proximalen zu den distalen), Länge der terminalen Sinnesborste (*Sensillum chaeticum*), Ausbildung des Sinneskegels (*Sensillum styloconicum*), endlich Zahl und Verteilung der Sinneshaare (*Sensilla trichoidea*).



Textfigur 2. Weißer Mosaikfleck auf einem männlich beschuppten Flügel.

Der männliche Fühler (Textfigur 3e) ist schwach pigmentiert und mit sehr langen Fiedern besetzt; die längsten finden sich etwa in der Mitte, während sie in der Nähe des Fühlerendes plötzlich sehr kurz werden. Sowohl die Innenseite des Schaftes wie auch sämtliche Fiedern sind so dicht mit Sinneshaaren besetzt, daß bei schwacher Vergrößerung der Eindruck eines Netzes entsteht. Die Spitze jedes Seitenästchens ist in einen schmalen, langen Sinneskegel ausgezogen, der an der Spitze ein ganz feines, kurzes Sinneshaar trägt. Etwas

¹⁾ Nach O. SCHENK.

seitlich von diesem Kegel inseriert die Sinnesborste, die im proximalen Drittel der Antenne ihre größte Länge erreicht. Am distalen Ende jeder Fieder finden sich gegen zwanzig Sinnesgruben. Der Schaft ist am Hinterrand und an den Seitenrändern gleichmäßig hell beschuppt.

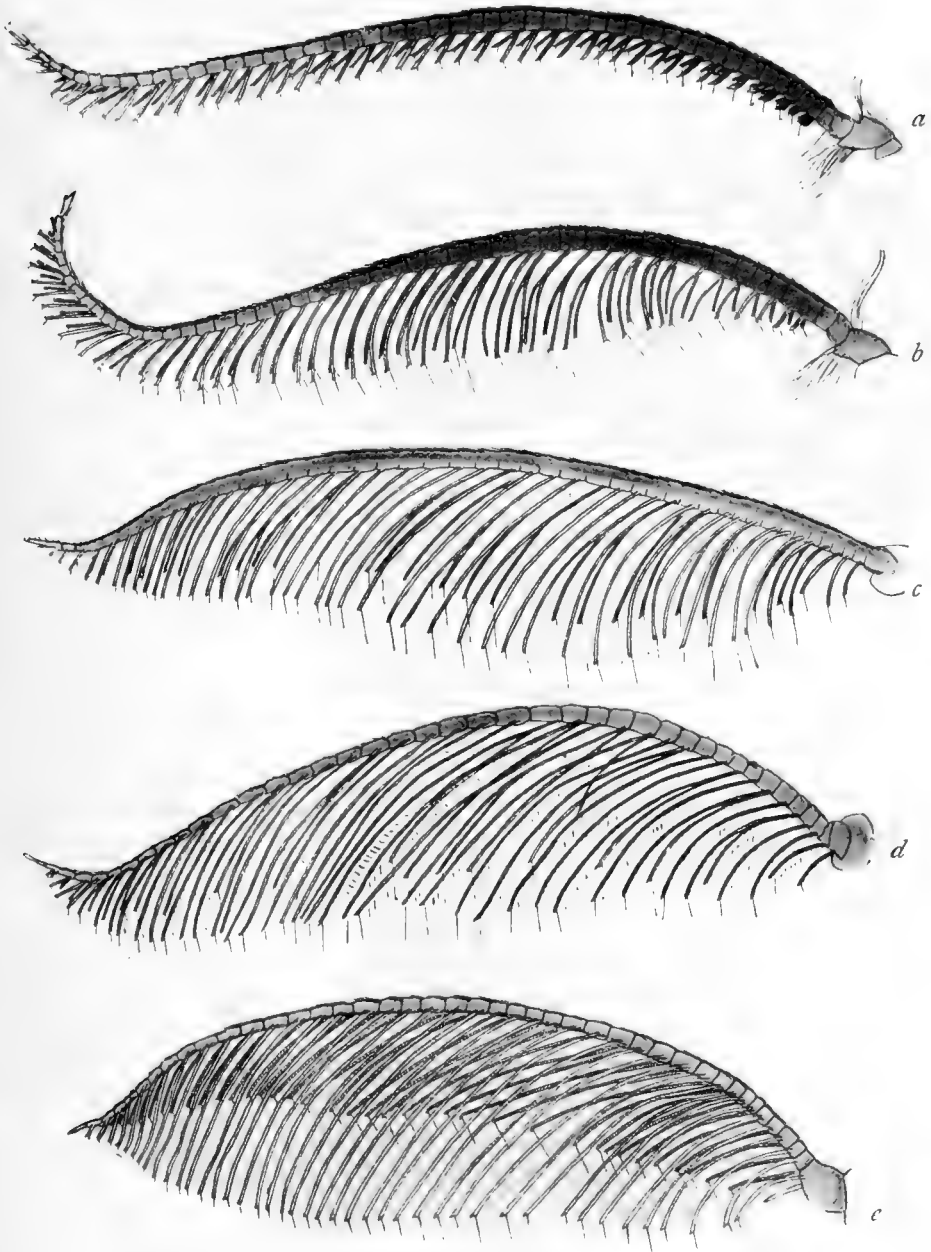
Der weibliche Fühler (Textfigur 3a) unterscheidet sich von dem männlichen durch stärkere Pigmentierung; die Fiedern sind wesentlich kürzer als im männlichen Geschlecht, etwa den achten Teil; die längsten finden sich erst in der Nähe des Fühlerendes. Die Sinneshaare sind verkümmert und überaus spärlich, etwa $\frac{1}{200}$ der männlichen Anzahl; der terminale Sinneskegel ist kurz und gedrungen, die Sinnesborste hat nur $\frac{1}{4}$ der männlichen Länge; der Schaft ist etwas dichter und dunkler als beim Männchen beschuppt.

Die gynandromorphen Weibchen zeigen alle Übergänge zwischen einem rein weiblichen und einem ausgesprochen männlichen Fühler. GOLDSCHMIDT (S. 14) sagt: „Was den äußeren Habitus anbetrifft, so ist der Eindruck immer ein männlicher, indem die Fühler nie fadenförmig, stets gefiedert erscheinen . . ., daß also das Mittel stark nach der männlichen Seite verschoben ist“ und S. 30: „Die Fühler . . . stärker als alle anderen Charaktere zur Männlichkeit tendieren“. Mir lag nun eine große Anzahl von Schwachgynandromorphen vor, die völlig weibliche Fühler hatten, und es ließ sich daran eine Reihe mit steigender männlicher Tendenz anschließen, in der keine denkbare Zwischenstufe fehlt. Eine Anzahl von Beispielen ist in Textfigur 2b—d dargestellt. Folgende Tabelle gibt dazu die Maßverhältnisse:

Tabelle I.

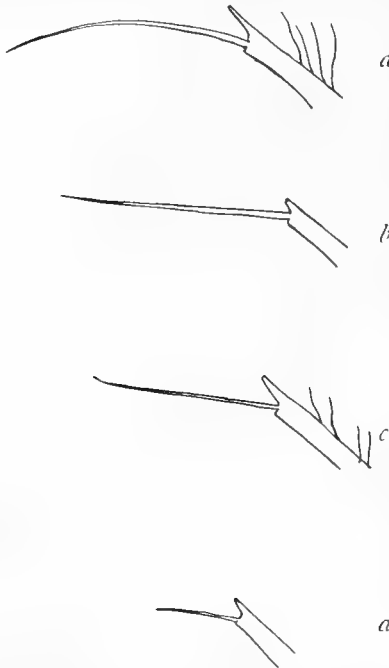
	10. Fieder	Sinnes- borste	20. Fieder	Sinnes- borste	30. Fieder	Sinnes- borste	40. Fieder	Sinnes- borste	Längste Sinnes- borste
Männchen IV	160	30	220	41	240	40	100	15	41
Männchen I	150	25	215	27	190	18	70	10	31
D 1 : 21	140	25	160	26	150	25	100	13	35
D 1 : 14	120	40	140	32	113	21	70	13	40
D 1 : 18a	80	35	100	32	90	26	60	15	35
D 1 : 10	70	29	120	25	110	32	60	15	34
Br. 7 : 34	56	12	80	15	60	10	48	7	26
Br. 7 : 25	67	17	49	7	45	7	34	6	18
Br. 7 : 26	35	13	35	8	38	8	33	6	15
Br. 7 : 35	32	8	34	7	38	6	30	4	9
Weibchen III	24	10	31	11	31	12	35	9	12
Weibchen I	21	9	27	10	30	9	32	7	10

(Die Zahlen sind Einheiten des Meßokulars = ca. 14 μ .)



Textfigur 3. Totalansicht der Antenne, *a* eines normalen Weibchens, *b—d* dreier gynandromorpher Weibchen, *e* eines normalen Männchens.

Sowohl die Figuren wie die Tabelle zeigen deutlich, wie mit der Verlängerung der Fiedern eine Vermehrung der Sinneshaare und eine Verlängerung der Sinnesborsten Hand in Hand geht, daß also der Fühler in diesen Eigenschaften gleichmäßig umgestaltet wird. Eine Ausnahme bildet das Verhalten der Sinneskegel; sie sind merkwürdigerweise, wie Textfigur 4 zeigt, selbst bei überwiegend männlich gestalteten Antennen oft ganz weiblich ausgebildet; dafür hat, wie auch



Textfigur 4. Terminale Partie eines Antennenfieders; *a* bei einem Männchen; *b* und *c* bei gynandromorphen, *d* bei einem normalen Weibchen.

GOLDSCHMIDT betont, die Sinnesborste eine so bedeutende Länge, wie sie nicht einmal von allen Männchen erreicht wird. In anderen Fällen ist sie hingegen sogar kürzer als beim normalen Weibchen.

Anhangsweise sei auf eine Besonderheit der Antennen eines Exemplars hingewiesen; hier sind die proximalen Fiedern von auffallend verschiedener Länge. Ob hier ausnahmsweise Mosaikbildung eingetreten ist, läßt sich schwer entscheiden; doch ist es auffällig, daß beide Seiten vollkommen symmetrisch sind, wie Textfigur 5 lehrt. Exemplare mit unregelmäßig bezahnten Antennen sind mehrfach beschrieben worden, so von STANDFUSS 1886 und 1898 (vgl. unten).

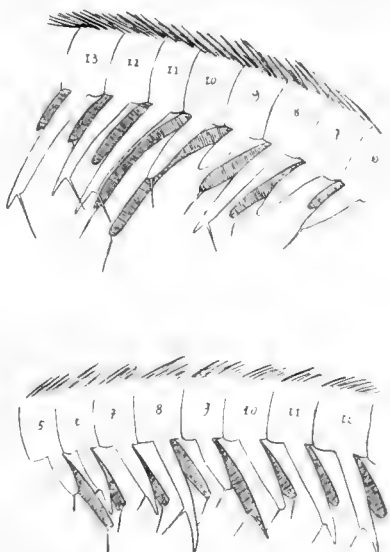
Bei gynandromorphen Männchen wurde keine Veränderung an den Antennen gefunden. Über Fälle aus der Literatur s. u.

3. Die Keimdrüsen.

Zum Studium der Keimdrüsenentwicklung war ursprünglich eine Untersuchung auch der Raupenstadien beabsichtigt. Doch waren die hierfür bestimmten Kulturen durch einen Fehler unbrauchbar geworden, weshalb nur über die Histologie der Gonaden weiblicher Imagines berichtet werden kann. Vielleicht hat diese Beschränkung nur geringe Bedeutung, denn auch die reife Keimdrüse zeigt ja in ihren den Endfäden am nächsten liegenden Teilen noch alle möglichen

Stadien der Entwicklung, wenn auch nur in ganz geringer Anzahl. Es ist nicht wahrscheinlich, daß diese Bilder von solchen aus jungen Keimdrüsen abweichen. Durch Zufall wurden aber Gonaden aus einer Kultur konserviert, die gynandromorphe Männchen lieferte, so daß von den männlichen Keimdrüsen auch einige jüngere Stadien studiert werden konnten.

Auf die spezielle Histologie des Ovars braucht hier nicht eingegangen zu werden, um so weniger als eigentliche Abweichungen niemals gefunden wurden. Eine große Zahl von Exemplaren besaß vollkommen entwickelte Eiröhren, die in Größe und Zahl der darin enthaltenen Eier den normalen Weibchen nicht nachstanden. In allen diesen Fällen muß eine unverminderte Fruchtbarkeit angenommen werden, wenn auch der Mangel des Begattungsinstinktes die Kopula einigemal unmöglich machte. Ganz anders nehmen sich die Ovarien stark veränderter Weibchen aus, besonders solcher, bei denen der Hinterleib die männliche Gestalt angenommen hatte. Hier sind die Eiröhren stets an der Entfaltung so stark gehindert, daß sich nur wenige Eier ganz fertig entwickeln können, während die übrigen unter dem Druck des zu engen Abdomens sich gegenseitig abplatteten, zusammenschieben und häufig zu völliger Degeneration gebracht werden. In solchen Eiern ist das Plasma stark eosinophil geworden und der Kern auffallend entstellt. Dagegen sind an manchen Stellen einige Eier ungestört zur Entwicklung gekommen, besonders da, wo eine Intersegmentalmembran des Abdomens sich vorgewölbt hatte¹⁾. Beispiele gibt Textfigur 6. Die Untersuchung der jüngsten Eiröhrenabschnitte lehrt, daß gelegentlich auch hier Degenerationsbilder auftreten können, doch sind im allgemeinen die Oogonien und Oocyten

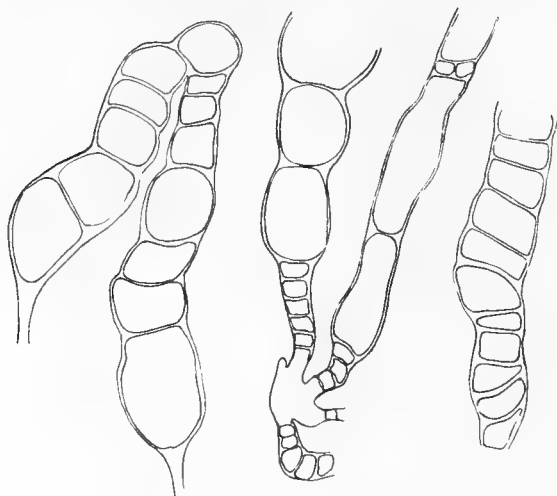


Textfigur 5. Entsprechende Glieder der beiden unregelmäßig bezahnten Antennen eines gynandromorphen Weibchens. (Mosaikbildungen?)

¹⁾ Diese Tatsache zeigt, daß die schmale Form des Abdomens die Degeneration der Eiröhren veranlaßt. Man könnte sonst ebenso gut annehmen, die kümmerliche Entwicklung der Gonade sei ihrerseits die Ursache der schmalen (männlichen) Gestalt des Abdomens.

gut entwickelt. Besonderes Augenmerk wurde darauf gerichtet, ob sich nicht irgendwo Andeutungen von Hodengewebe vorfinden, doch konnte nichts dergleichen wahrgenommen werden. Die Keimdrüsen gynandromorpher Weibchen sind also typische eingeschlechtlich, alle Abweichungen von normalen weiblichen Gonaden erklären sich durch Entwicklungsstörungen unter dem Druck eines zu engen Abdomens.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Gonaden gynandromorpher Männchen. Äußerlich machten zwar die Hoden einen durchaus normalen Eindruck und waren auf den späteren Stadien (nach der fünften Raupenhäutung) median in der bekannten Weise

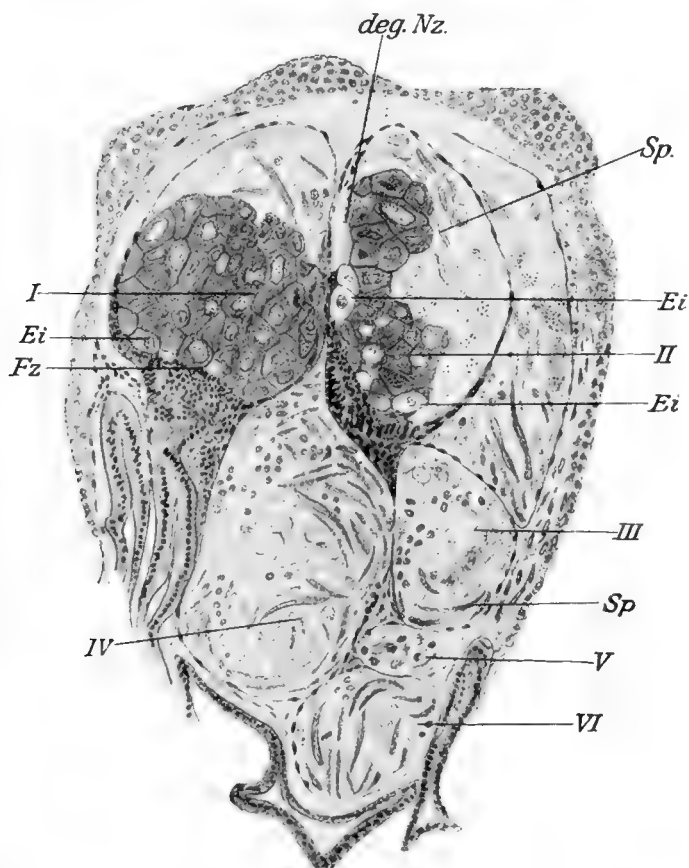


Textfigur 6. Eischläuche gynandromorpher Weibchen im Umriß.

verschmolzen. Auch histologisch zeigten sie sich in vielen Fällen normal entwickelt, wie sich denn auch die zur Zucht verwandten gynandromorphen Männchen als fortpflanzungsfähig erwiesen haben; dennoch scheint gelegentlich eine interessante Erscheinung aufzutreten: im Hoden entwickelt sich neben großen Mengen reifer Spermien eine beträchtliche Anzahl unzweifelhaft weiblicher Geschlechtszellen.

Textfigur 7 stellt einen Schnitt durch eine solche „Zwitterdrüse“ dar. Von den 8 nach der Verschmelzung vorhandenen Hodenfächern sind 6 getroffen, und zwei von diesen (I und II) enthalten ein kompaktes Lager von Trophozyten, zwischen denen einzelne Oozyten sich durch hellere Färbung hervorheben (Ei). Interessanterweise finden sich die

Anlagen weiblicher Geschlechtszellen neben Stadien der Spermiogenese und Bündeln fertiger Spermien zusammen in dem gleichen Fache. Immerhin sind bei weitem nicht alle Geschlechtsprodukte normal entwickelt. Die Nährzellen, kenntlich an dem sehr großen, von feinsten Körnchen erfüllten Kern, sind den wenigen Oozyten an Größe noch ebenbürtig. Die Oozyten sind nur an der stärkeren Eosinophilie ihres



Textfigur 7. Schnitt durch die Keimdrüse eines gynandromorphen Männchens.

Plasmas und an dem kleinen, bläschenförmigen Kern mit einem Nukleolus zu erkennen. Die Follikelzellen (*Fz*), die im Ovar schon auf diesem Stadium beginnen, zwischen die weiblichen Elemente einzudringen und je ein Ei mit fünf Nährzellen als „Eikammer“ zu umschließen, liegen hier unregelmäßig wuchernd an der Wand des Gonadenfachs, und eine Bildung von Eikammern scheint gar nicht

versucht zu werden. Während also die männlichen Elemente zur Reife gelangen, bleiben die weiblichen auf einem Stadium in der Entwicklung stehen, wie wir es beim normalen Weibchen zu Beginn der Puppenruhe antreffen. Sehr häufig findet sich eine Menge degenerierten Materials, an dem Kern und Plasma sich nicht mehr voneinander abheben (*deg. Nz.* in Fach II). Ob diese Degeneration hier vom Raummangel veranlaßt wird, kann bei dem kleinen Material, das zur Untersuchung vorlag, noch nicht entschieden werden.

Die Zwitterdrüsen gynandromorpher Männchen haben einige Ähnlichkeit mit dem bisher einzigen in der Literatur bekannt gewordenen Fall, der von KOPEC (1911) bei *Lymantria dispar* beschrieben worden ist. Doch war dort die Gonade scharf in einen größeren männlichen und einen kleineren weiblichen Teil geschieden; in unseren Fällen handelt es sich dagegen um Zwitterdrüsen im eigentlichsten Sinn: männliche und weibliche Elemente werden nebeneinander, offenbar von denselben Urkeimzellen gebildet, ähnlich wie es häufig im Hoden von *Astacus* vorkommt. Beim Flußkrebis tritt jedoch die Zahl der Eier gegenüber der der Spermien bedeutend zurück, während bei den von uns beschriebenen Gonaden gelegentlich die Produktion weiblicher Elemente bei weitem überwiegt.

4. Die Geschlechtswege.

Daß bei allen Tieren, die äußerlich nur wenig verändert waren, normale Geschlechtswege vorgefunden wurden, ist nicht weiter merkwürdig, da hier auch ein im wesentlichen unveränderter Kopulationsapparat vorhanden ist (s. u.). Von Interesse ist es jedoch, daß auch bei stark nach dem männlichen Typus verschobenen Exemplaren, selbst bei hochgradig umgewandelten äußeren Genitalien, die Geschlechtswege den weiblichen Charakter unverändert beibehalten. Es gewährt einen befremdenden Anblick mit fast männlichen äußeren Genitalien Bursa copulatrix und Ductus seminalis, Receptaculum seminis, Vagina und Kittdrüsen vereinigt zu sehen. Wohl kommen gelegentlich Abweichungen vor, die aber auf Wachstumsstörungen zurückzuführen sein dürften. So kann das Receptaculum seminis stark zusammengedrückt und verkümmert oder am Ende gespalten und mit doppelter Anhangsdrüse versehen sein (Textfigur 8a und b). Häufig findet man eine merkwürdige Mißbildung der Bursa copulatrix: Sie ist paarig geworden samt der Chitinplatte, auf der sie mündet, und ist häufig so stark chitinisiert, daß sie auch bei Mazerierung

der Hinterleibsspitze erhalten bleibt. (Siehe Figg. 6, 9, Tafel II.) Es liegt hierbei offenbar Hemmungsmißbildung vor, da die Bursa, wie aus den Untersuchungen von VERNON und BISSON hervorgeht, aus



Textfigur 8. *a* Receptaculum seminis eines gynandromorphen, *b* eines normalen Weibchens, *c* Kittdrüse eines gynandromorphen, *d* eines normalen Weibchens.

paarigem Mutterboden entsteht. Endlich können die Kittdrüsen auf einem Stadium der Entwicklung stehen geblieben sein, wie man es sonst nur am Anfang der Puppenruhe antrifft; so sind in Textfig. 8*c* die Sammelblasen gut entwickelt, die Drüsen-schläuche aber erheblich kürzer als beim normalen Tier (Textfig. 8*d*), oder aber leicht verästelt (Textfigur 8*e*).

Durch solche Abnormitäten wird aber nichts am Wesen der Erscheinung geändert: Was für die Gonade des Weibchens festgestellt wurde, gilt auch von dessen Geschlechtswegen und ihren Anhangsdrüsen; auch sie bestehen im gynandromorphen Tier unverändert fort, und ihre oft mangelhafte Ausbildung ist auf mechanische Hindernisse zurückzuführen.

Bei gynandromorphen Männchen wurden wohl- ausgebildete männliche Ausführgänge gefunden.



Textfigur 8*e*.
Verästelte Kittdrüse
eines gynandromorphen
Weibchens.

5. Die äußeren Genitalien.

a) Gynandromorphe Weibchen.

Die Kopulationsapparate weiblicher Tiere wurden bereits von GOLDSCHMIDT beschrieben und auf Umrißskizzen abgebildet. Die von

ihm angedeutete Reihe wurde von mir ergänzt und die wichtigsten Stufen auf Tafel 4 und 5 plastisch dargestellt. Jeder Kopulationsapparat ist dabei zweimal wiedergegeben, von links gesehen (Tafel 4 nahezu im Profil) und in der Ansicht von unten (Tafel 5); letztere entspricht also der Orientierung der GOLDSCHMIDT'schen Skizzen. Die Deutung einzelner Teile mußte auf Grund der erneuten Untersuchung etwas verändert werden, wodurch aber das Ergebnis unberührt bleibt.

In unseren Abbildungen ist stets das achte Abdominalsegment mit dem Ostium bursae weggelassen, da es immer normal ausgebildet ist und in der Zeichnung die wichtigeren Teile verdecken würde.

Diejenigen Teile des weiblichen Begattungsapparates, die bei der Umwandlung in männliche Form Veränderungen erleiden, sind in Figur 1 dargestellt. Sie bestehen aus dem verschmolzenen 9. und 10. Abdominalsegment, das nach vorn zwei Chitinstäbe („zweites Apophysenpaar“), nach hinten die beiden schaufelförmigen Laminae abdominales trägt. Die Umgebung der Vaginalöffnung ist stärker chitinisiert und erscheint am Mazerationspräparat als niedriger Kegel (K). Diese Stelle ist insofern wichtig, als hier bei zunehmender männlicher Tendenz Teile gebildet werden, die den männlichen Valven und vielleicht auch dem Penis entsprechen (Tafel 5, Fig. 10).

Die Bestandteile des männlichen Apparates sind: Der zum 9. Segment gehörige Chitinring (R), der ventro-oral davon eingestülpte Saccus (Sa), der dorso-caudal ansetzende Uncus (Un), die beiden seitlich eingelenkten Valven (Va) und der Penis (P) mit dem deutlich hervortretenden ventralen Ringwall der Penisscheide (Rw).

Am Anfang der nun zu beschreibenden Reihe von Kopulationsapparaten gynandromorpher Weibchen stehen zahlreiche Fälle von völlig normaler Beschaffenheit. Alle diese Exemplare waren natürlich fortpflanzungsfähig.

Die erste Andeutung einer beginnenden männlichen Tendenz liegt in einer zunehmenden Verkürzung der Apophysen und einer Verkleinerung der beiden Laminae. Figur 2 (Nr. 127) zeigt, wie sich vom Ansatzpunkt der Apophysen ventralwärts ein deutlicher, wenn auch schmaler Chitinring (R) ausbildet, der dem weiblichen Tier fehlt und das nun selbständig gewordene 9. Segment darstellt.

Figur 3 (Nr. 125) zeigt einen weiteren Schritt zur Männlichkeit. Abgesehen davon nämlich, daß die Apophysen noch kürzer, die Laminae noch kleiner geworden sind, beginnt bereits hier sich dorsal eine Chitinbrücke zwischen den Ansatzpunkten der Laminae auszubilden, die im männlichen Geschlecht zu der „siegelingartigen“ Verbreiterung

des neunten Tergiten wird; hier ist also zum erstenmal ein richtiger Chitinring entwickelt. Die nun folgenden Umänderungen betreffen die Laminae, die den unpaaren Uncus zu liefern haben; außerdem fehlt noch der Saccus. Ob dieser bereits durch die in Figur 3 mit Sa? bezeichneten paarigen Vorsprünge des Chitinringes angedeutet ist, bleibt unsicher.

Den in Figur 4 (Nr. 126) wiedergegebenen Apparat würde man auf den ersten Blick für einen männlichen halten. Die Apophysen sind nur stummelförmig, und die Laminae haben beide einen uncusartigen Charakter angenommen, sind aber noch deutlich paarig. Auch hier sehen wir wieder die fraglichen Andeutungen eines Saccus.

Figur 5 (Nr. 100) zeigt den in GOLDSCHMIDT's Figur P skizzierten Apparat. An ihm ist zu erkennen, daß gelegentlich ein Merkmal in der Tendenz zur Männlichkeit dem anderen vorausseilen kann: während nämlich noch deutliche Apophysen vorhanden sind und die Laminae in der Gestalt ihren ursprünglichen Charakter viel besser bewahrt haben als in dem zuvor besprochenen Fall, ist die Verwachsung der Laminae zum unpaaren Uncus beträchtlich vorgeschritten. Auch ist hier zum erstenmal ein Saccus angedeutet.

Bei dem nun folgenden Kopulationsapparat (Figur 6, Nr. 131) fällt zunächst die doppelt vorhandene Bursa copulatrix auf. Im übrigen überwiegt der männliche Eindruck bedeutend. Chitinring, Saccus und Uncus sind gut ausgeprägt, letzterer zeigt am distalen Ende zwei feine Höcker, wohl die letzte Andeutung der verlorengegangenen Paarigkeit. Hier zeigen sich auch zum erstenmal Bildungen, die vielleicht ein männliches Begattungsglied darstellen, oder vielmehr gleichsam den ersten „Versuch“ zur Bildung eines solchen. Die Deutung solcher Ansätze ist natürlich gewagt: P könnte einem Penis + Ringwall, Va den Valven entsprechen.

Viel deutlichere Valven treten uns in Figur 7 (Nr. 132) entgegen, ihr stabförmiger Fortsatz könnte in dem kleinen warzenförmigen Höcker F angedeutet sein.

Figur 8 (Nr. 150) wurde einer auffälligen Bildung wegen hier eingereiht. Der abnorm große Apparat, ohne echten Saccus, besitzt deutliche Valven und an Stelle des Penis zwei große gewölbte Chitinplatten, die sich median wie die Schalen einer Muschel berühren.

Klarer scheint der Zusammenhang der beiden in Figur 9 (Nr. 133) mit P bezeichneten Fortsätze mit dem Penis, der infolge einer Hemmung hier paarig geworden zu sein scheint. Damit ist unsere Reihe zu Ende; vollkommener in männlicher Richtung entwickelte Genitalien konnten nicht gefunden werden.

Die Tabelle II faßt die etwas langatmige Detailbeschreibung übersichtlicher zusammen. Mit ihrer Hilfe können wir an der Hand der Abbildungen den Übergang eines weiblichen in einen männlichen Kopulationsapparat verfolgen: das allmähliche Verschwinden der Apophysen, die Entwicklung des Saccus und des Chitinrings, die Umbildung der paarigen Laminae abdominales in den unpaaren Uncus, endlich die (freilich unvollkommene) Entwicklung von Penis, Ringwall und Valven an Stelle des weiblichen Vaginalkegels.

b) Gynandromorphe Männchen.

Die meisten der untersuchten gynandromorphen Männchen besitzen einen normalen Kopulationsapparat. Doch wurde bei zwei Exemplaren, die GOLDSCHMIDT kurz erwähnt, eine Abweichung gefunden, die als erstes Zeichen eines beginnenden weiblichen Einschlags angesehen werden muß: der Uncus hat sich am distalen Ende gespalten und ist dadurch paarig geworden. Figur 11, Tafel 4 und 5 stellt diesen Zustand dar. Im übrigen sind hier alle Teile männlich ausgebildet.

Es ist bezeichnend, daß auch beim Männchen die Umwandlung in ganz ähnlicher Weise beginnt wie beim Weibchen. Hier werden die paarigen Laminae allmählich zum unpaaren Uncus, dort beginnt der unpaare Uncus, sich in die paarigen Laminae umzuwandeln.

6. Verschiedenes.

Von den noch nicht behandelten Organen ist besonders das Verhalten des Abdomens interessant. Da aber in GOLDSCHMIDT's Arbeit hierüber ausführlich berichtet wurde, soll nur kurz folgendes zusammengefaßt werden:

Die erste Veränderung zeigt sich in der Verdunkelung der Färbung des Hinterleibs, die mit der zunehmenden Pigmentierung der Flügel Hand in Hand geht; dabei nimmt die Afterwolle gelegentlich eine leuchtend rotgelbe Farbe an. Mit zunehmender Umwandlung wird dann das Abdomen schmaler und spitzer und erhält Andeutungen des männlichen Afterschopfes, der besonders deutlich auf GOLDSCHMIDT's Figur Db links zu erkennen ist. Auch hier kann mit einem vorwiegend weiblichen Eindruck des Abdomens die männliche Behaarung verbunden sein, was wir im Auge behalten müssen.

Über alle übrigen Organe können wir uns kurz fassen, da es nicht unsere Aufgabe sein kann, alle Übergänge zu beschreiben. Es sei nur noch auf das Gehirn hingewiesen. Es wurde sorgfältig auf Schnitten untersucht, da namentlich in der Entwicklung der Riech-

Tabelle II.

Bezeichnung der Exemplare	Ostium bursae	Apophysen	Saccus	9. und 10. Segment	Laminae bzw. Uncus	Valvae	Penis und Penistasche
Normales Weibchen	vorhanden	vorhanden	fehlt	verschmolzen	Laminae normal	fehlen	fehlen
Verdunkeltes Weibchen	"	{ schwach verkürzt }	"	"	Laminae normal	"	"
Nr. 127	"	verkürzt	"	{ getrennt, Ring vorhanden }	Laminae verkleinert }	"	"
Nr. 125	?	{ stark verkürzt }	?	"	Laminae beg. Verw. }	"	"
Nr. 100	vorhanden	{ stummel- förmig }	angedeutet	"	Laminae verw. Uncus }	"	"
Nr. 126	"	"	?	"	gespalt. Uncus	"	"
Nr. 131	doppelt	fehlen	{ mäßig entwickelt }	"	"	erste Andeutung	erste Andeutung
Nr. 132	?	"	vorhanden	"	norm. Uncus	vorhanden	"
Nr. 150	vorhanden	"	mißgebildet	"	"	{ vorhanden (mißgebildet?) }	erste Andeutung (mißgebildet?)
Nr. 133	"	"	vorhanden	"	"	{ vorhanden (paarig?) }	vorhanden (paarig?)
Normales Männchen	fehlt	"	"	"	"	vorhanden	{ vorhanden (paarig?) }

zentrien (Lobi olfactorii des Deutocerebrum) wesentliche sexuelle Differenzen bestehen. Als Material lagen aber nur schwachgynandromorphe Weibchen vor, und es ist deshalb nicht verwunderlich, daß es nicht gelang, anatomisch eine Annäherung an die männliche Ausbildung nachzuweisen. Trotzdem ist es als sicher anzunehmen, daß bei stark gynandromorphen Tieren auch das Gehirn Umwandlungen erfährt. Darauf weisen auch die Beobachtungen über veränderte Instinkte hin, von denen GOLDSCHMIDT berichtet. Auch mir sind Andeutungen sexueller Instinktveränderungen, namentlich aber Ausfall des Begattungstriebes, bereits an schwach gynandromorphen Weibchen aufgefallen. Allerdings ist zu bedenken, daß bei Insekten das Gehirn bei der Ausübung der Kopula wohl keine allzu große Rolle spielt, was z. B. schon aus der alten Beobachtung POIRET's hervorgeht, daß das Männchen von Mantis „décapité mais non découragé“ die Begattung auszuführen vermag.

IV. Übersicht im Hinblick auf die Frage der Korrelation.

Überblicken wir den Bau aller untersuchten weiblichen Gynandromorphen, so können wir nach dem Gesamteindruck die Tiere in eine Reihe mit zunehmender Neigung zu männlicher Ausbildung ordnen; wir haben davon auch schon bisher Gebrauch gemacht, wenn wir von Schwachgynandromorphen und von stärker Gynandromorphen sprachen. Nun gilt es zu entscheiden, ob hier wirklich ein gesetzmäßiges Fortschreiten vom weiblichen zum männlichen Typus stattfindet.

Ein solches gesetzmäßiges Fortschreiten zeigt sich in der Regelmäßigkeit, mit der einige Charaktere immer bereits verändert sind, wenn die Umgestaltung auf andere Merkmale übergreift. So z. B. existieren keine weiblichen Gynandromorphen, bei denen die Flügel nicht verdunkelt wären; ferner wurde nie ein veränderter Kopulationsapparat festgestellt, ohne daß gleichzeitig die Antennen Veränderungen erlitten hätten, ja, wir können sogar die Reihenfolge der bei zunehmender Gynandromorphie nacheinander in Mitleidenschaft gezogenen Charaktere mit einiger Sicherheit angeben:

1. Pigmentierung,
2. Flügel,
3. Antennen,
4. Kopulationsapparat,
5. Abdomen,
6. Gehirn bzw. Instinkte.

Schon die Möglichkeit, eine solche Reihe aufzustellen, beweist aber auch, daß von einer Korrelation der Merkmale im gewöhnlichen Sinne keine Rede sein kann, denn in diesem Fall müßte die Umstimmung in allen Teilen gleichzeitig beginnen und gleichmäßig fortschreiten. Daß dies aber keineswegs der Fall ist, lehrt namentlich das Verhalten derjenigen Organe, an denen niemals Veränderungen gefunden wurden: Keimdrüsen und Geschlechtswege. Wenn man auch die Gonaden als eine gesonderte Einheit dem übrigen „Soma“ gegenüberstellen und so ihr besonderes Verhalten deuten will, so muß man die Geschlechtswege doch zu den somatischen Organen rechnen. Da sie aber immer normal entwickelt sind, so muß man annehmen, daß für sie der Augenblick der beginnenden Umstimmung noch nicht gekommen ist, wenn auch schon alle übrigen somatischen Organe umgestimmt sind.

Bei den gynandromorphen Männchen liegen die Verhältnisse ganz ähnlich; auch hier tritt die Umstimmung in verschiedenen Organsystemen sukzessive zutage. Zuerst zeigen sich Mosaikbildungen an den Flügeln, erst bei fortgeschrittener weiblicher Tendenz treten Andeutungen einer Umstimmung an den äußeren Genitalien (gespaltener Uncus) auf. Daß die Umwandlungen aber noch weiter gehen können, mögen zwei Fälle aus der Literatur dartun (zitiert nach SCHULTZ 1899):

WISKOTT (1897) schreibt von einem gynandromorphen Männchen: „Während der linke Fühler typisch männlich ist, ist der rechte Fühler nach der nach der Stirn zu liegenden Seite in etwa zwei Drittel seiner Länge von der Wurzel ab mit rein weiblichen, kurzen Kammzähnen versehen, die dunkler sind als die männlich gefärbten . . . Außerdem erreichen auch diese längeren Zähne keineswegs die männliche Länge, sind dunkler gewimpert als diese und auch weniger zahlreich; endlich aber ist die Farbe des Fühlerschaftes schwarz.“

C. FRINGS beschreibt ein anderes Exemplar, an dem die Veränderung bereits auf das Abdomen übergegriffen hatte. „Der Hinterleib ist nämlich dicker als beim normalen Männchen, er hat männliche Färbung, doch sind zahlreiche große Flecken heller, weiblicher „Legewolle“ in die Behaarung eingestreut. Das fünfte und sechste Segment ist an beiden Seiten rein weiblich gefärbt, ebenso die rechte Thoraxseite zum größten Teile weißlich.“

Was die Keimdrüsen gynandromorpher Männchen betrifft, so können sie männliche und weibliche Geschlechtsprodukte liefern. Dies ist nun ein recht auffälliger Unterschied gegenüber den weiblichen Gynandromorphen, und es liegt nahe, damit die Befunde POTT's in

Zusammenhang zu bringen, der im Hoden der von Rhizocephalen befallenen Krabben häufig Eier, aber im Ovar niemals Spermien feststellte.

Zur Erläuterung der sukzessiven Umgestaltung der Organe mögen die folgenden Tabellen III und IV (S. 339) dienen.

Diese beiden Tabellen zeigen deutlich, daß mit zunehmendem Überwiegen des heterogenen Geschlechts im Gesamteindruck die einzelnen Eigenschaften zu verschiedenen Zeiten in Mitleidenschaft gezogen werden. Es ist nicht zu bestreiten, daß sich hierin ein Zusammenhang zwischen den einzelnen (sekundären) Geschlechtscharakteren kundgibt, den man wohl auch als Korrelation bezeichnen kann. Nur tritt die Umstimmung nicht in allen Organen sogleich zutage. Wir können uns dies so vorstellen, daß die verschiedenen Charaktere auch eine verschiedene Empfindlichkeit gegenüber demselben Reiz besitzen: der Reiz besteht in dem Überwiegen der heterologen Sexualität. Tritt dieser Anstoß zu gynandromorpher Ausbildung nur schwach auf, so verändern sich nur wenige Teile (Flügel und Antennen beim Weibchen), die übrigen Teile beginnen die Umwandlung erst dann, wenn für sie, wie wir sagen können, die Reizschwelle überschritten ist.

Daß auch diese relative Korrelation nicht ganz ungestört bleiben kann, zeigt die genauere Betrachtung des Ausbildungsgrades der von der Veränderung ergriffenen Organe, wie wir sie für die einzelnen Eigenschaften des Flügels oben (S. 320) angeführt haben. Hier zeigte sich ja, daß Form, Farbe und Größe gelegentlich in ganz verschiedenem Grade verändert sind. Der Vergleich der Antennenausbildung mit dem Grad der Veränderung der Flügel lehrte uns auch hier weitgehende Unregelmäßigkeiten kennen. Daraus geht die Notwendigkeit hervor, noch andere beeinflussende Kräfte in der Entwicklung anzunehmen, die neben den erblichen Anlagen am Werke sind. Vielleicht handelt es sich um entwicklungsmechanische Hemmungen und Förderungen; dann wären die Eigenschaften des fertigen Tieres das Resultat des vereinigten Wirkens der erblichen Konstitution und der entwicklungsmechanischen Bedingungen ihrer Realisierung.

In der Literatur ist meist wenig auf die Frage der Korrelation geachtet worden. Doch seien einige Bemerkungen angeführt, die für uns Interesse besitzen.

VON SIEBOLD schreibt von den Zwitterbienen des EUGSTER'schen Stockes: „Bei denjenigen Zwitterbienen, deren Hinterleib in seiner ganzen Form die Drohnenbildung verriet, war das Begattungsorgan

Tabelle III.
Gynandromorphe Weibchen.

Gesamteindruck	Flügel	Antennen	Gehirn	Abdomen	Keimdrüse u. Geschl.-wege	Kopul.-apparat
Zunehmendes Überwiegen der männlich. Ausbildung ↓	Zunahme des Pigments und Formveränderung	Normal	Normal	Normal		Normal
		Beginn u. Fortschreiten intermediärer Ausbildung	Mangel d. Kopul.-Instinktes	Zunahme des Pigments	Normal	Beginn und Fortschreiten ♂ Ausbildung bis zum Überwiegen des ♂ Typus
	Mosaikbildungen in Farbe und Schuppen	bis z. Überwiegen des männlichen Typus	Zunehmen des Hervortreten ♂ Instinkte	Annahme der ♂ Behaarung	(Atrophie durch Raum-mangel)	
Hypothet. Endform	♂ Typus	♂ Typus	♂ Typus	♂ Typus	??? ¹⁾	♂ Typus

Tabelle IV.
Gynandromorphe Männchen.

Gesamteindruck	Flügel	Antennen	Gehirn	Abdomen	Keimdrüse u. Geschl.-wege	Kopul.-apparat
Zunehmen des Überwiegen der weiblichen Ausbildung ↓		Normal	Normal	Normal	Normale Form, Entwicklung von Eiern im Hoden	Normal
	Beginn und Fortschreiten der Mosaikbildungen	Intermediäre und Mosaikbildungen	?	Intermediäre und Mosaikbildungen	??	Beginn und Fortschreiten intermediärer Ausbildung
			??			
Hypothet. Endform	♀ Typus?	♀ Typus?	♀ Typus?	♀ Typus	♀ Typus???	♀ Typus??

¹⁾ Die im vorliegenden Hefte vorausgehende Arbeit gibt über die Frage, was aus extrem umgestimmten Ovarien wird, Aufschlüsse.

mit seinem höchst komplizierten Baue ganz in derselben Organisation vorhanden, wie bei reinen Drohnen . . . Mit diesen vollkommen männlichen Geschlechtswerkzeugen sah ich sehr oft einen Giftapparat verbunden, dessen Stachel sich in einem mehr oder weniger verkrüppelten Zustande befand . . . Einige Male wurde ich dadurch überrascht, daß bei ganz normaler Entwicklung der männlichen Geschlechtswerkzeuge statt des einen Hodens ein Eierstock mit leeren Eierstocksröhren vorhanden war . . . Vor allem muß ich hervorheben, daß die Zwitterbildung der Geschlechtswerkzeuge bei diesen Bienen im Vergleich zu der Zwitterbildung der äußeren Körperform fast nie im Einklange stand.“

Wichtiger sind noch zwei Bemerkungen von STANDFUSS (1898 S. 55): „In, wie es scheint, überwiegend sichtlicher Korrelation zu den Fühlern bewegt sich die Entwicklung der äußeren männlichen Haftorgane des Geschlechtsapparates . . . Schließlich gelangt an Individuen von durchaus vorwiegend weiblichem Gepräge bisweilen ein Penis oder doch eine penisartige Bildung zur Herausgestaltung.“

Die auffälligste Übereinstimmung mit unseren Ergebnissen zeigen aber ROEPKE's Untersuchungen an STANDFUSS'schen Lepidopterenbastarden¹⁾. Von den weiblichen Tieren heißt es: „Am konstantesten, sowohl dem Vorkommen, als ihrem Baue nach, ist noch die Bursa copulatrix; . . . sie mündet in allen Fällen mit einem deutlich wahrnehmbaren, meist stärker als normal chitinierten Ostium nach außen. Ein Ductus seminalis war mit einer einzigen Ausnahme ebenfalls überall vorhanden . . . Auch die Mündung des Rec. sem. kann als normal gelten; das letztere ist überhaupt im allgemeinen normal gestaltet.“ In einem Falle aber trug es zwei Anhangsdrüsen (vgl. unsere Figur!). Bei den äußeren Geschlechtsteilen können wir „erstlich das Auftreten eines Penisdeckel-artigen Gebildes bei allen Weibchen konstatieren“. Ganz besonders interessant war ein Exemplar: „Bei diesem *hybridus* ♀ begegnen wir nun der Eigentümlichkeit, daß ein bis auf den Penis, der nicht vorhanden ist, kompletter männlicher äußerer Genitalapparat auftritt mit typisch entwickeltem Penisdeckel und einem Valvenpaare . . . Ein Penis und Penishülse hingegen fehlen, wohl aber ist am Grund des Greifapparates ein kleines, rhombisches, kräftiges Chitinplättchen entwickelt, das normalerweise jene Stelle bezeichnet,

¹⁾ Es handelt sich um die Bastarde: *Smerinthus populi* ♀ × *ocellata* ♂ („*Smer. hybr. hybridus*“) und *Sm. populi* var. *Austauti* ♀ × *ocellata* ♂ („*Sm. hybr. operosa*“). Bemerkenswert ist die große Sterblichkeit unter den Tieren, die auch bei unserem Objekt zutage trat.

wo die Penishülse in den Bereich des äußeren Genitalapparates eintritt. Der ganze Apparat wird nach vorn und ventralwärts begrenzt durch eine äußerst starke Chitinspange, in der das weite Ostium bursae liegt.“ Die Ähnlichkeit dieser Befunde mit den unsrigen ist gewiß bemerkenswert; allerdings darf nicht außer acht gelassen werden, daß gerade bei dem zuletzt beschriebenen Tier normale weibliche Fühler vorhanden waren. Die äußeren Genitalien sind aber ganz unseren Fällen entsprechend verändert, während die Geschlechtswege keine andersgeschlechtige Tendenz erkennen lassen, vielmehr nur gelegentlich Mißbildungen aufweisen, wie wir sie ganz ähnlich auch bei *Lymantria* gefunden haben.

Es handelt sich also wohl immer um korrelative Umstimmung aller sekundären Geschlechtsmerkmale; nur wird die Korrelation durch die verschiedene Reizempfindlichkeit einzelner Teile sowie durch anderweitige, vielleicht entwicklungsmechanische Störungen undeutlich. Wir können daher STECHE nicht zustimmen, wenn er aus den Ausführungen GOLDSCHMIDT's zu ersehen glaubt, daß „die Faktoren für alle einzelnen Stellen (ev. die einzelnen Schuppen) unabhängig voneinander in ihrer Potenz bei der Vererbung variieren“ können und halten deshalb auch dessen weittragende Schlüsse auf der Mendelismus überhaupt nicht für gerechtfertigt.

V. Ursachen der Gynandromorphie.

In diesem Abschnitt soll versucht werden, alle Bedingungen, unter denen gynandromorphe Arthropoden mit einer gewissen Regelmäßigkeit erhalten worden sind, zusammenzustellen, und zwar sollen dabei auch die sogenannten „Naturexperimente“ Berücksichtigung finden. Als gynandromorph bezeichnen wir dabei alle Individuen, an denen irgendwelche somatische Geschlechtscharaktere des anderen Geschlechts neben den eigenen aufgetreten sind, ohne dabei zwischen eingeschlechtigen Gynandromorphen (Pseudohermaphroditen) und Zwittern im Prinzip zu unterscheiden, da wir ja oben erkannt haben, daß beide nicht dem Wesen nach verschieden sein können. Leider sind wir über die Herkunft der Mehrzahl aller beschriebenen Gynandromorphen, namentlich bei Schmetterlingen, nicht unterrichtet und müssen daher alle diese Fälle hier beiseite lassen.

An erster Stelle ist als Ursache der Gynandromorphie die Bastardierung zu nennen, und zwar kommen sowohl Artbastarde als auch Varietätenbastarde in Frage. Der älteste bekannte Fall ist

der des schon genannten EUGSTER'schen Bienenstocks, dessen „Zwitterbienen“ VON SIEBOLD beschreibt. Über die Herkunft sagt er: „Die fünf Jahre alte Königin dieses Stockes war eine reine Italienerin und hatte nichts Auffallendes an sich. Sie mußte sich mit einer deutschen Drohne begattet haben, da sich außer reinen italienischen Arbeitern auch noch viele Bastardarbeiter von verschiedenen Abstufungen in demselben Stock befanden, während die Drohnen ihre reine italienische Abkunft verrieten.“ Die Gynandromorphen dieses Stockes zeigten außerordentlich charakteristische Mosaikbildungen, wobei die Gonaden verschiedenen Geschlechts sein konnten. Durch Bastardierung erzeugte Gynandromorphe sind namentlich bei Schmetterlingen bekannt geworden. STANDFUSS hat (1898) die selbst beobachteten Fälle zusammengestellt. Die von ihm nur ganz kurz beschriebenen Tiere (Weibchen aus Kreuzungen von *Saturnia*-Arten) zeigen mit den unsrigen mannigfache Ähnlichkeiten: Intermediär gefärbte Flügel, intermediäre Fühler (manchmal allerdings asymmetrisch), atrophiierte, aber nicht zwittrige Ovarien, unveränderte Geschlechtswege, männliche Bildungen an den äußeren Genitalien. Die gynandromorphe Beschaffenheit gelangte namentlich im Bau der Fühler „sehr sichtbar zum Ausdruck“, so daß viele Exemplare „Fühler von annähernd männlichem Gepräge hatten“. Varietätenbastarde waren die beiden halbseitig-zwittrigen Seidenraupen TOYAMA's; sie entstammten der Kreuzung eines europäischen „Zebra“-Weibchens mit einem einfarbigen japanischen Männchen. CASPARI erhielt bei der Bastardierung von *Saturnia*-Arten Gynandromorphe, und zwar sowohl „gemischte“ wie „Halbseitenzwitter“. Es ließe sich wohl noch manche andere Angabe hier anführen, etwa die von STANDFUSS (1886) erhaltenen „Zwitter“ von *Aglia tau*, die gleichzeitig Merkmale der aberratio lugens an sich trugen, also doch wohl Hybriden waren. Doch mögen die Beispiele genügen. Hervorzuheben ist noch, daß sowohl Mosaikbildungen wie auch symmetrische Gynandromorphe in den gleichen Kulturen erhalten worden sind.

Bereits 1897 sprach WISKOTT die Vermutung aus, daß „Inzucht leichter und in höherem Prozentsatz zwittrige Individuen hervorbringe als durch frisches Blut erzeugte Lepidopteren“, allerdings ohne Belege dafür anzuführen. Erst BRAKE bewies dies an dem Fall der *Lymantria japonica*. Hier erzeugt Inzucht in steigender Zahl gynandromorphe Weibchen. Daß dabei auch das Maß der Gynandromorphie zunimmt, geht aus BRAKE's Aufzeichnungen deutlich hervor: in der 4. Inzucht (1909) erhielt er „einige Stücke in verdunkelter schwarzgrauer Farbe“,

während in der 5. Inzucht (1910) „eine große Zahl sehr wahrscheinlich gynandromorpher Falter erschienen sind von tiefbrauner, der männlichen ähnlichen Färbung. Unter diesen Faltern befindet sich ein zweifellos gynandromorphes Weibchen, welches länger doppelreihig bewimperte, denen der Männchen ähnliche Fühler hat, wenn sonst auch, wie bei allen anderen, Größe, Flügelschnitt, Zeichnung, der ganze Körper rein weiblich ist, ohne eine Spur von Hinneigung zum männlichen Typus, mit Ausnahme der Grundfarbe dieser Stücke, die der männlichen oft in recht bedeutendem Grade genähert ist“. Über die 6. Inzucht BRAKE'S (1911) berichtet FRINGS: „es traten dabei zweifellose und in ihren Charakteren weitgehende Gynandromorpha auf“. Leider ist dies der einzige Fall, in dem eine solche Wirkung der Inzucht beschrieben wurde, es ist jedoch naheliegend, hier die Beobachtungen von PANTEL und DE SINÉTY an Phasmiden zum Vergleich heranzuziehen. Diese beiden Forscher erhielten in parthenogenetisch sich vermehrenden Kulturen von *Dixippus* Gynandromorphe, und zwar Mosaikbildungen mit den Keimdrüsen beider Geschlechter, soviel aus ihren kurzen Andeutungen hervorgeht. Was zum Vergleich mit der Inzuchtwirkung bei *Lymantria* herausfordert, ist die Tatsache, daß *Dixippus* sich im Naturzustande mittels Männchen und Weibchen fortpflanzt (espèce polyarrhénique), und nur in der Gefangenschaft zur Parthenogenese übergeht. PANTEL und DE SINÉTY züchteten diese Stabheuschrecke durch viele Generationen, und nach zehn Jahren (1898—1908) traten die ersten Gynandromorphen auf, offenbar infolge der lang andauernden Parthenogenese, die hier sicherlich mit einer fortgesetzten Inzucht verglichen werden kann. Selbstverständlich dürfen wir nicht erwarten, daß bei Formen mit normaler Parthenogenese, etwa bei Cladoceren, ähnliche Erscheinungen auftreten, und doch ist es nicht unwahrscheinlich, daß bei zwangsweiser Beibehaltung dieser Fortpflanzungsart (WOLTERECK) schließlich doch Veränderungen sich zeigen könnten, wenn auch bisher nichts dergleichen beschrieben worden ist.

Auch im Temperaturexperiment, wozu ja stets mit Vorliebe Schmetterlinge verwandt worden sind, hat man Gynandromorphe erhalten. STANDFUSS (1898) berichtet von Wärmeexperimenten an weiblichen Puppen des Zitronenfalters und einer *Saturnia*-Art: „Interessanterweise traten in beiden Fällen schon an den betroffenen weiblichen Individuen Umgestaltungen im Sinne einer Annäherung an gewisse sekundäre männliche Geschlechtscharaktere oder sogar Gleichheit mit letzteren auf. Bei *Rhodoc. rhamni* betraf die Umgestaltung

den Färbungscharakter des gesamten Tieres, bei *Sat. caecigena* den äußeren Bau des weiblichen Fühlers.“ In großer Anzahl hat KOSMINSKY (1909) gynandromorphe Weibchen von *Lymantria dispar* erhalten, indem er Puppen 40, 35, 30 und 20 Tage der Kältewirkung aussetzte. Auch hier trat neben der unveränderten Flügelfärbung an den Antennen die Umstimmung zutage: „Besonders interessant sind die Veränderungen der Fühler bei den Weibchen. Die Fiedern sind viel länger als unter normalen Umständen, dabei befinden sich die allerlängsten nicht am Ende des Fühlers wie bei normalen Stücken, sondern in der Mitte. Die Fühler sind bei allen Weibchen verändert, die dem 1., 2. und 3. Versuche angehören.“ 1911 erhielt KOSMINSKY ein ähnliches Resultat, diesmal auch unter Wärmeeinfluß.

Charakteristisch ist das Erscheinen von Gynandromorphen bei manchen Arthropoden, die durch Parasiten in ihrem Stoffwechsel hochgradig gestört sind. GIARD hat diese Erscheinung „castration parasitaire“ genannt, doch darf man nicht außer acht lassen, daß es für das Auftreten der heterologen Geschlechtsmerkmale in diesen Fällen ganz gleichgültig ist, ob die Keimdrüsen, die ja nicht unmittelbar von den Parasiten angegriffen werden, wirklich zerstört sind oder nicht. PEREZ studierte Bienen der Gattung *Andrena*, die von Stylopslarven befallen worden waren und fand in beiden Geschlechtern „un curieux échange de caractères entre l'un et l'autre sexe“, z. B. der Gesichtsfarbe, der Behaarung des Abdomens usw. In den Gonaden konstatierte er „une atrophie plus ou moins accentuée chez le mâle comme chez la femelle“. Etwas anders beschreibt POTTS die von Peltogaster befallenen *Eupagurus*-Arten. Hier vermag nur das Männchen die Abzeichen (Scheren und Abdominalfüße) des Weibchens zu erwerben, während das Weibchen höchstens auf ein Jugendstadium zurückkehrt. Wichtig ist wohl POTTS' Angabe, daß die Bildung von Eiern im Hoden „may occur while sperm production, though in diminished activity, is still proceeding in other parts of the testes“; der Hoden braucht also nicht zu degenerieren, um Eier bilden zu können. Es kann hier nicht von einer völligen Umstimmung des Geschlechts im Körper die Rede sein. Auch bei *Inachus*, die durch *Sacculina* infiziert wurde, kann nach SMITH eine Zwitterdrüse beim Männchen gebildet werden: „In those (infected males) from which the sacculina was removed, and which regenerated their testes, the externally modified and slightly modified males showed a completely male gonad; the perfectly modified on the other hand, possess gonads with mature products of both kinds.“ Ausdrücklich erwähnt POTTS Fälle, in

denen die Umgestaltung der Körperanhänge vor den entsprechenden Umwandlungen in der Gonade auftrat.

Damit sind unseres Wissens die Bedingungen erschöpft, unter denen gynandromorphe Arthropoden erhalten wurden¹⁾:

1. Bastardierung von Arten und Varietäten (v. SIEBOLD, STANDFUSS, CASPARI, TOYAMA u. a.).
2. Inzucht und Parthenogenese (BRAKE, GOLDSCHMIDT, PANTEL und DE SINÉTY).
3. Temperatureinwirkung (STANDFUSS, KOSMINSKY).
4. Parasitische Kastration (GIARD, PEREZ, SMITH, POTTS u. a.).

Wir werden im folgenden versuchen, diese Gynandromorphen zu klassifizieren.

* *

Wir haben gesehen, daß die verschiedensten Ursachen Gynandromorphie hervorrufen können und müssen uns fragen, ob wir uns eine Vorstellung von der Art und Weise, wie solche Ursachen eingreifen, machen können. Bei der Bastardierung und bei der Inzucht geschieht die Entscheidung des definitiven Zustandes wohl bereits bei der Befruchtung, und man hat sich durch mannigfache theoretische Überlegungen von diesen Vorgängen ein Bild zu machen versucht, wie wir im folgenden Kapitel besprechen wollen. Viel weniger gut vorstellbar sind aber die Fälle, in denen die Umstimmung der Geschlechtscharaktere erst im Laufe der Entwicklung durch äußere Einwirkungen erfolgt, so bei der parasitischen Kastration und den Temperaturversuchen von STANDFUSS und KOSMINSKY; hierbei dürften Stoffwechselstörungen eine Rolle spielen, doch haben wir davon keine exakte Vorstellung. Bemerkenswert ist sicher die auch hier zutage tretende Erscheinung, daß die sichtbaren Eigenschaften des fertigen Tieres mit der Befruchtung, d. h. mit der Vereinigung der elterlichen Erbmassen, nicht ein für allemal festgelegt sind, sondern daß auch später noch eine Beeinflussung möglich ist. Das Auftreten der Gynandromorphie auf äußere Reize hin tritt also hier in interessante Beziehungen zum Problem der epigamen Geschlechtsbestimmung.

¹⁾ Die Angabe WENKE's (S. 125), OUDEMANS hätte bei seinen Kastrationsversuchen Gynandromorphe erhalten, ist natürlich irrig und beruht auf einem Mißverständnis (vgl. OUDEMANS S. 73).

VI. Die Typen von Gynandromorphen und ihre Interpretation.

Ein allgemeiner Überblick über die im vorigen Abschnitt kurz zusammengestellten Fälle, zu denen noch die fast unübersehbare Anzahl der „akzidentellen“ Gynandromorphen kommt, läßt uns zwei Typen unterscheiden, die sich anscheinend scharf voneinander trennen lassen: asymmetrische und symmetrische Gynandromorphen.

Der Körper der „asymmetrischen“ Gynandromorphen oder Mosaikgynandromorphen (im engeren Sinne) besitzt, wie der Name andeutet, regelmäßig oder unregelmäßig verteilte, kleinere oder größere Regionen, deren jede die Abzeichen nur eines Geschlechts völlig rein ausgebildet zeigt, so daß der Eindruck entsteht, als sei das Tier aus Bruchstücken von zwei Individuen verschiedenen Geschlechts zusammengesetzt. Im einfachsten Fall ist das Tier durch eine mediane Trennungsebene in eine weibliche und eine männliche Hälfte geschieden und stellt dann einen sog. „Halbseitenzwitter“ (oder „halbierten Zwitter“) vor. Aber dieser Fall ist unseres Wissens einzig in dem Zwitter von *Bombyx mori*, den TOYAMA beschrieb, vollkommen verwirklicht; alle übrigen als Halbseitenzwitter beschriebenen Tiere (namentlich Schmetterlinge) sind gar nicht genau halbiert, kamen aber unter dieser Bezeichnung in die Literatur, weil die Flügel an dem aufgespannten Tier den Gesamteindruck fast völlig beherrschen. Prüfen wir jedoch die genaueren Angaben, die unter anderen MEISENHEIMER zusammengestellt hat, so ergeben sich überall Abweichungen. So ist die Spitze des Abdomens gewöhnlich nur eines Geschlechts, dementsprechend auch der Kopulationsapparat, weiterhin machen dann die Antennen von der Halbierung eine Ausnahme, indem sie nur einem Geschlecht angehören, es schließen sich Fälle an, in denen drei Flügel einem, der vierte dem anderen Geschlecht angehört und endlich solche, in denen die Zahl der Mosaikteile noch mehr zugenommen hat. Zu diesen letzteren zählen namentlich viele der EUGSTER'schen Zwitterbienen, auch gehören wohl die Phasmiden von PANTEL und DE SINÉTY hierher. Als allgemeine Eigenschaft aller dieser Mosaikgynandromorphen muß es nun bezeichnet werden, daß sie die Gonaden und Ausführwege beider Geschlechter nebeneinander besitzen oder wenigstens besitzen können, daß also der innere Geschlechtsapparat in die Mosaikbildungen mit einbezogen ist. Dies muß hervorgehoben werden, denn Mosaikbildungen am

inneren Geschlechtsapparat kommen bei der folgenden Gruppe von Gynandromorphen überhaupt nicht vor.

Die gemischten, intermediären oder symmetrischen Gynandromorphen sind dadurch charakterisiert, daß bei ihnen im allgemeinen jedes Merkmal eine Zwischenstufe zwischen männlicher und weiblicher Ausbildung darstellt. Typisch kommt dies vor allem in den Antennen, Flügeln und Kopulationsapparaten der Gynandromorphen von *Lymantria* zum Ausdruck, die meist keine Spur von Mosaikbildung aufweisen. Ferner gehören hierher die „parasitisch kastrierten“ Andrenen von PÉREZ und die infizierten Krabben von SMITH und POTTS. Endlich sind hierher zu rechnen die in den Temperaturexperimenten von STANDFUSS und KOSMINSKY erhaltenen gynandromorphen Weibchen. Doch nicht bei allen „gemischten“ Gynandromorphen fehlen vollständig die Mosaikbildungen: die stark gynandromorphen Weibchen und alle gynandromorphen Männchen von *Lymantria* besitzen neben intermediär ausgebildeten Regionen auch wirkliche Mosaikstellen (namentlich auf den Flügeln). Warum im einen Falle Mosaikbildung eintritt, während im anderen die widerstreitenden Tendenzen sich zu einer Mittelform vereinen, entzieht sich noch ganz unserer Kenntnis. GOLDSCHMIDT glaubte feststellen zu können, daß „alle Charaktere, die quantitativer Natur sind, wie Länge oder Form, sich zu einem mittleren Zustand addieren, solche aber die qualitativ sind, wie Farbe und Struktur, sich entweder gegenseitig ausschließen oder ein Mosaik ergeben“. Gegen diese Ansicht spricht aber ein Teil unserer Ergebnisse: wir haben gesehen, daß die Flügel Farbe sich bei schwach gynandromorphen Weibchen intermediär verhält, bei den stark gynandromorphen Weibchen und allen gynandromorphen Männchen aber Mosaikbildungen ergibt. Ist die Farbe ein qualitatives Merkmal, so dürfte der erstere Fall nicht eintreten, ist sie aber ein quantitativer Charakter, was für *Lymantria* wohl wahrscheinlicher ist, dann dürfte sie kein Mosaik bilden können. Wir haben ferner gesehen, daß die Fiederlänge der Antennen, die doch sicher quantitativer Natur ist, gelegentlich in Mosaikform auftritt (vgl. die von STANDFUSS 1898 und SCHULZ 1899 beschriebenen Fälle); dasselbe gilt für die Behaarung des Abdomens, die sowohl intermediär als mosaikartig erscheinen kann. Hier fehlt also vorläufig noch jede Erklärung. In einer Hinsicht aber stimmen alle symmetrischen Gynandromorphen überein: sie besitzen niemals ein Nebeneinander von Keimdrüsen beiderlei Geschlechts, wie es bei den asymmetrischen Gynandromorphen vorkommt. Die Geschlechtswege

gehören stets nur dem einen Geschlecht an und die Keimdrüsen ihrem äußeren Baue nach ebenfalls. Im übrigen sind aber ganz verschiedene Fälle möglich:

1. Das Männchen nimmt weibliche Merkmale an und entwickelt gelegentlich Eier im Hoden, während das Weibchen sich weder äußerlich noch innerlich den Eigenschaften des anderen Geschlechts nähert. Dieser Fall ist in den infizierten Krabben verwirklicht.

2. Beide Geschlechter tauschen bis zu einem gewissen Grade äußere Merkmale aus, ohne daß die Gonaden an der Veränderung teilnehmen, vielmehr atrophieren. (Infizierte Andrenen von PÉREZ.)

3. Das Weibchen nimmt die männlichen sekundären Geschlechtscharaktere teilweise an, während seine Keimdrüsen Ovarien bleiben, das Männchen bleibt für gewöhnlich unverändert. Nähert es sich aber dem Weibchen (nur bei *Lymantria* bisher beschrieben), so kann es im Hoden Eier entwickeln, wodurch eine Zwitterdrüse entsteht. Dieser Fall trifft bei den gynandromorphen Schmetterlingen zu.

Ob nun diese beiden Typen von Gynandromorphen tatsächlich etwas dem Wesen nach Verschiedenes darstellen oder nicht, wollen wir zunächst nicht erörtern. Wir mußten die Trennung in zwei Kategorien vornehmen, weil die Erklärungsversuche ganz analog in zwei Gruppen zerfallen, denn ein Teil der Autoren hat vorwiegend die asymmetrischen, ein anderer Teil zunächst die symmetrischen Gynandromorphen der Interpretation zugrunde gelegt. LANG gab bereits einen kurzen Überblick über die wichtigsten Erklärungsversuche, doch seien sie hier in etwas anderer Weise nochmals zusammengestellt.

Schon v. SIEBOLD versuchte eine Erklärung für die Entstehung der EUGSTER'schen Zwitterbienen, indem er annahm, daß hier im Gegensatz zu normalen Arbeiterbienen eine „unvollkommene Befruchtung“ stattgefunden habe. Diese Hypothese ist ein Vorläufer der modernen Interpretationen von BOVERI (1902), MORGAN (1905) und LANG, die man als „Chimärenhypothesen“ zusammenfassen kann. Alle drei Autoren machen nämlich wie v. SIEBOLD die Annahme einer Befruchtungsanomalie, wenn auch jeder in etwas anderer Weise. Nach BOVERI besteht die Störung in vorzeitiger Teilung des Eikerns und Befruchtung nur eines der entstandenen Furchungskerne, nach MORGAN könnte der befruchtete Eikern den einen, der Kern eines zweiten mit eingedrungenen Spermiums den

anderen Furchungskern geliefert haben; in beiden Fällen besitzt die eine Blastomere einen diploiden, die andere einen haploiden Kern. LANG endlich denkt an die Möglichkeit einer vorzeitigen Teilung des Eikerns und Befruchtung beider Kerne des Zweizellenstadiums, wobei die beiden Spermien verschieden determiniert sein müssen.

Alle diese Hypothesen rechnen demnach mit der Entstehung von Unterschieden im Chromosomenbestand der ersten beiden Furchungskerne, und immer werden die männlichen Teile des Gynandromorphen von dem einen, die weiblichen von dem anderen Furchungskern geliefert („Chimären“). Es ist selbstverständlich, daß man sich einfache Fälle, wie den TOYAMA'schen, sehr wohl auf diese Weise entstanden denken kann, wenn man weiterhin voraussetzt, daß die erste Furchungsebene der medianen Sagittalebene des fertigen Tieres entspricht. Viel weniger brauchbar sind die Chimärenhypothesen aber, wenn man sie zur Erklärung feiner Mosaikbildungen heranziehen will. Beim Aufbau solcher Gynandromorphen müßte eine größere Anzahl von Kernen mit verschiedener Geschlechtstendenz zur Verwendung gekommen sein, und diese verschieden konstituierten Kerne müßten sich regellos an der Blastodermbildung beteiligt haben. Nun scheint ja in der Tat in der häufigen Polyspermie und der superfiziellen Furchung bei Arthropoden die Möglichkeit einer Durchmischung ungleich zusammengesetzter Kerne gegeben zu sein. Allein viele Beobachtungen über die Genese der ersten Furchungskerne im Insektenei weisen doch deutlich darauf hin, daß diese keineswegs regellos, sondern nach ihrem genetischen Zusammenhang geordnet an der Eioberfläche verteilt werden, obgleich von eigentlichen Furchungsebenen nicht gesprochen werden kann. Aus diesem Grunde müssen wir die Chimärenhypothesen zum mindesten für die Erklärung der feineren Mosaikbildungen ablehnen; ob sie für die Interpretation der groben Mosaikbildungen ausreichen, ist übrigens ebenfalls fraglich. (Man vergleiche die ausführliche Darlegung bei LANG.)

Wesentlich andere Überlegungen liegen den Erklärungsversuchen DE MEIJERE's und GOLDSCHMIDT's und der zweiten Interpretation LANG's zugrunde. Diese drei Deutungsweisen sind sich ziemlich ähnlich. Sie fassen mehr oder weniger vorzugsweise auch die symmetrischen Gynandromorphen ins Auge und gehen von der Annahme aus, daß in jedem Geschlecht die Anlagen für die (primären und sekundären) Geschlechtscharaktere beider Geschlechter vorhanden sein müssen. Genauer betrachtet nimmt sich DE MEIJERE's Ansicht eigentlich wie eine Vorstufe zu der GOLDSCHMIDT's aus (nämlich ohne dessen zyto-

logische Überlegungen und exakte mendelistische Fassung), während LANG seine Interpretation an diese unter Beibehaltung der Terminologie anschließt.

DE MEIJERE stellt sich vor, daß jedes Individuum den gesamten Anlagekomplex für die beiden Geschlechter enthält, daß aber „normalerweise der eine Komplex in toto latent“ bleibt und nur der andere sich entfaltet. Durch irgend eine Störung kann dann früher oder später auch der bisher latente Komplex in die Erscheinung treten, wodurch ein gynandromorphes Tier entsteht. „Die symmetrische Verteilung möchte ich darauf zurückführen, daß hier die Aktivierung des anderen Geschlechts verhältnismäßig spät auftritt, wenn schon alle Teile ihre definitive Lage bekommen haben; manche Teile mögen dann für die Umwandlung zu alt geworden sein, andere nicht, aber dann ist auch beiderseits die Umwandlung möglich und findet auch statt. Dagegen wäre der andere extreme Fall, nämlich derjenige der halbierten Gynandromorphen, vielleicht darauf zurückzuführen, daß hier die Entscheidung des definitiven Zustandes ganz am Anfang der Embryonalentwicklung, so vielleicht bei der ersten Furchungsteilung, stattgefunden hat.“

GOLDSCHMIDT's auf den ersten Blick komplizierte Deutungsweise kommt durch Verknüpfung der Idee der zwittrigen Anlage beider Geschlechter mit den mendelistischen Vorstellungen von der Geschlechtsvererbung und deren chromosomaler Interpretation zustande. Die Faktoren A für die sekundären Geschlechtscharaktere des Männchens und G für die des Weibchens müssen in beiden Geschlechtern vorhanden sein; unter der Voraussetzung, daß das Weibchen digamet, das Männchen homogamet ist, kommt GOLDSCHMIDT für die sekundären Geschlechtscharaktere zu den Formeln: GGAA für das Weibchen, GGAA für das Männchen (wobei a das Fehlen von A bedeutet). Normalerweise ist einerseits A über G und andererseits GG über A „epistatisch“. Bei den Gynandromorphen jedoch sind die epistatischen Verhältnisse derart verschoben, daß bei den gynandromorphen Weibchen A über GG, bei den gynandromorphen Männchen GG über AA überwiegt. Hierbei ist also die Annahme gemacht, daß ein mendelnder Faktor nicht nur durch Anwesenheit oder Fehlen (BATESON) wirkt, sondern daß ihm je nach der Rasse des Trägers oder dessen physiologischem Zustand (Inzuchtschädigung!) eine verschiedene Durchschlagskraft oder Potenz zukommt. DE MEIJERE's Ansicht von der „Aktivierung“ des bisher latenten anderen Geschlechts ist ja im Grunde nichts anderes als GOLDSCHMIDT's Annahme, daß ein bisher hypostatischer Faktor

epistatisch werden kann. Jedoch gestattet die Analyse des Falles von *Lymantria dispar* \times *japonica* Schlüsse auf die gesetzmäßige Potenzverschiebung der Faktoren G und A, eine Verschiebung, die derart erfolgt, daß bei bestimmten Kreuzungen ein bestimmter Prozentsatz von Tieren gynandromorph werden muß.

Die aus der Analyse eines Einzelfalles gewonnene Formel GOLD-SCHMIDT's verwendet LANG für seinen zweiten Erklärungsversuch. Doch nimmt er nicht Potenzverschiedenheiten als Entstehungsursache der Gynandromorphie an, sondern er stellt sich vor, daß während der Entwicklung in einer oder mehreren somatischen Zellen oder auch Keimzellen ein Faktorenausfall stattfindet: „somatische Mutation“. Wenn die Geschlechtstaktoren für das Weibchen (MA) (MA) (FG) (FG) sind, so würde eine Zelle und deren Abkömmlinge nach Ausfall eines (FG) die Formel (MA) (MA) (FG) (fg) bekommen, d. h. männlich werden. Geschieht dieser Ausfall auf dem Zweizellenstadium in der einen Zelle, so entsteht ein Halbseitenzwitter; je später die Mutation auftritt, desto enger begrenzt wird der eingesprengte Mosaikfleck. Diese LANG'sche Hypothese hat bei der Erklärung feinerer Mosaikbildungen mit einer großen Schwierigkeit zu kämpfen: sie muß hier eine große Anzahl einzelner Mutationen, eine Mutationsepidemie unter den Zellen des Organismus voraussetzen. LANG gibt denn auch selbst ohne weiteres zu, „daß die Annahme des Auftretens so zahlreicher Zellenmutationen in der ‚Zellenpopulation‘ eines weit vorgerückten Entwicklungsstadiums recht mißlich ist und auf ganz unsicherem Boden steht“.

Auch GROSS hat eine besondere Ansicht über die Entstehung der Gynandromorphie geäußert, die der Vollständigkeit halber ebenfalls wiedergegeben sei. Bekanntlich setzt GROSS das unpaare Heterochromosom des digametischen Geschlechts der Summe der beiden Heterochromosomen des homogametischen homolog, indem er das erstere für ein verschmolzenes, „inaktiviertes“, Chromosomenpaar erklärt. Auf Grund dieser Auffassung argumentiert er: „Sind die Chromosomen, wie wir nicht ohne Berechtigung annehmen dürfen, Träger von Determinanten bestimmter erblicher Merkmale, so muß die Inaktivierung eines Chromosomenpaares das Fehlen gewisser Eigenschaften zur Folge haben . . . (es) könnten die akzessorischen Chromosomen die Determinanten für die sekundären Sexualcharaktere der Weibchen enthalten, während jene der männlichen in einem anderen Chromosomenpaar lokalisiert sein könnten. Die Inaktivierung der akzessorischen Chromosomen würde dann das Ausfallen der weiblichen und die ungehinderte Entfaltung der männlichen Charaktere des Somas

bewirken. Für eine solche Ansicht ließe sich mancherlei anführen. Zum Beispiel ließe sich auf diese Weise die Gynandromorphie sehr einfach erklären. Man braucht einfach anzunehmen, daß die akzesorischen Chromosomen, deren Verhalten ja eine beträchtliche Variabilität erkennen läßt, abnormerweise auch in gewissen Zellengruppen eines weiblichen Organismus ihre Aktivität eingebüßt haben, so daß an Stelle der zu erwartenden weiblichen Merkmale männliche entwickelt werden. Läßt man diese Erklärung gelten, so wird es auch verständlich, warum Gynandromorphie so häufig gerade bei Bastardierung auftritt, also unter abnormen Verhältnissen, die leicht auch ein abnormes Verhalten der Chromosomen nach sich ziehen könnten.“ Die Annahme einer Funktionsstörung der Heterochromosomen (besonders nach Bastardierung) hat sicherlich etwas Bestechendes; doch würden zur Erklärung eines komplizierteren Falles, wie es der der *Lymantria dispar* \times *japonica* ist, neue Hilfsannahmen nötig. Es bleibt etwa, um nur ein Beispiel zu nennen, zu erklären, warum die beiden möglichen Kreuzungen ein so grundverschiedenes Resultat ergeben, warum im einen Falle alle, im anderen überhaupt keine Weibchen gynandromorph werden usw.

Überblicken wir die besprochenen Erklärungsversuche, so zeigt sich, daß die Chimärenhypothesen vorzugsweise für die Interpretation größerer Mosaikbildungen in Betracht kommen, daß sie aber für die Erklärung der symmetrischen Gynandromorphie schwerlich Verwendung finden können. Die übrigen Hypothesen, insbesondere die GOLDSCHMIDT's, haben den Vorzug, daß sie auch symmetrische Bildungen zu erklären vermögen. Dieser Vorteil darf nicht unterschätzt werden, denn es sind Anzeichen vorhanden, daß die beiden Kategorien von Gynandromorphen nichts prinzipiell Verschiedenes darstellen. Wir haben ja oben Fälle angeführt, in denen beide Sorten in derselben Kultur entstanden, also wohl auch durch dieselbe Ursache erzeugt wurden. Daß ohne ersichtliche Ursache intermediäre und Mosaikbildungen abwechseln können, haben wir bei der Untersuchung der *Lymantria*-Gynandromorphen erkennen müssen. Was diesen Wechsel bedingt, wird sich erst dann zeigen, wenn wir tiefer in das Wesen der Wirkungsweise der Erbfaktoren eingedrungen sind.

Literatur.

1902. TH. BOVERI. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verhandl. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. 35.
 1907. B. BRAKE. Resultate der Kreuzung zwischen *Lymantria japonica* Motsch und *Lymantria dispar* L. Entomologische Zeitschrift. (Guben.) 20. Jahrgang.

1908. B. BRAKE. Zuchtergebnis von *Lym. hybr.* usw. Ebenda. 22. Jahrgang.
 1909. — Drittes Zuchtergebnis von *Lym. hybr.* usw. Ebenda. 23. Jahrgang.
 1910. — Fortsetzung der Hybridenzucht von *Lym.* usw. Ebenda. 24. Jahrgang.
 1911. B. BRAKE und C. FRINGS. Einige weitere Ergebnisse der BRAKE'schen *Lymantria dispar* L.-Zuchten. Ebenda. 25. Jahrgang.
 1895. W. CASPARI II. Einiges über Hermaphroditen bei Schmetterlingen. Jahrb. Nassau. Vereins für Naturkunde. Bd. 48.
 1905. H. FEDERLEY. Lepidopterologische Temperaturexperimente. Festschrift für Palmen Nr. 16. Helsingfors.
 (C. FRINGS zit. nach SCHULTZ.)
 1912. R. GOLDSCHMIDT. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 7.
 1912. J. GROSS. Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol. Bd. 32.
 1911. ST. KOPEC. Über den feineren Bau einer Zwitterdrüse von *Lymantria dispar*. Zool. Anz. Bd. 37.
 1909. P. KOSMINSKY. Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Abt. Syst., Geogr. u. Biol. Bd. 27.
 1911. — Weitere Untersuchungen über die Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol. Bd. 30.
 1912. A. LANG. Vererbungswissenschaftliche Miscellen. I. Erklärungsversuche des Gynandromorphismus. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 8.
 1911. J. C. H. DE MEIJERE. Über getrennte Vererbung der Geschlechter. Arch. Rass.- u. Gesellsch.-Biologie. Bd. 8.
 1909. J. MEISENHEIMER. Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Jena.
 1905. T. H. MORGAN. An alternative Interpretation of the Origin of Gynandromorphous Insects. Science. N. S. Bd. 21.
 1907. — The Cause of Gynandromorphism in Insects. Amer. Naturalist. Bd. 41.
 1909. — Hybridology and Gynandromorphism. Ebenda. Bd. 43.
 1899. J. TH. OUDEMANS. Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 12.
 1908. J. PANTEL und R. DE SINÉTY. Sur l'apparition de mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogénétiques des Phasmes. C. R. Séanc. Acad. Science. Paris. Bd. 147.
 1886. J. PÉREZ. Des effets du parasitisme des Stylops sur les apiaires du genre *Andrena*. Act. Soc. Linn. Bordeaux. Bd. 40.
 1906. F. A. PORTS. The modification of the sexual Characters of the hermit crab caused by the parasite *Peltogaster*. Quart. Journ. Micr. Science. N. S. Bd. 50.
 1908/09. W. ROEPKE. Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an STANDFUSS'schen Lepidopteren-Bastarden. Jenaische Zeitschr. Natw. Bd. 44.
 1899. O. SCHENK. Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 17.
 1899. O. SCHULZ. Über Scheinzwitter von *Ocneria dispar*. Ill. Zeitschr. Entomologie. Bd. 4.
 1864. C. TH. v. SIEBOLD. Über Zwitterbienen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 14.

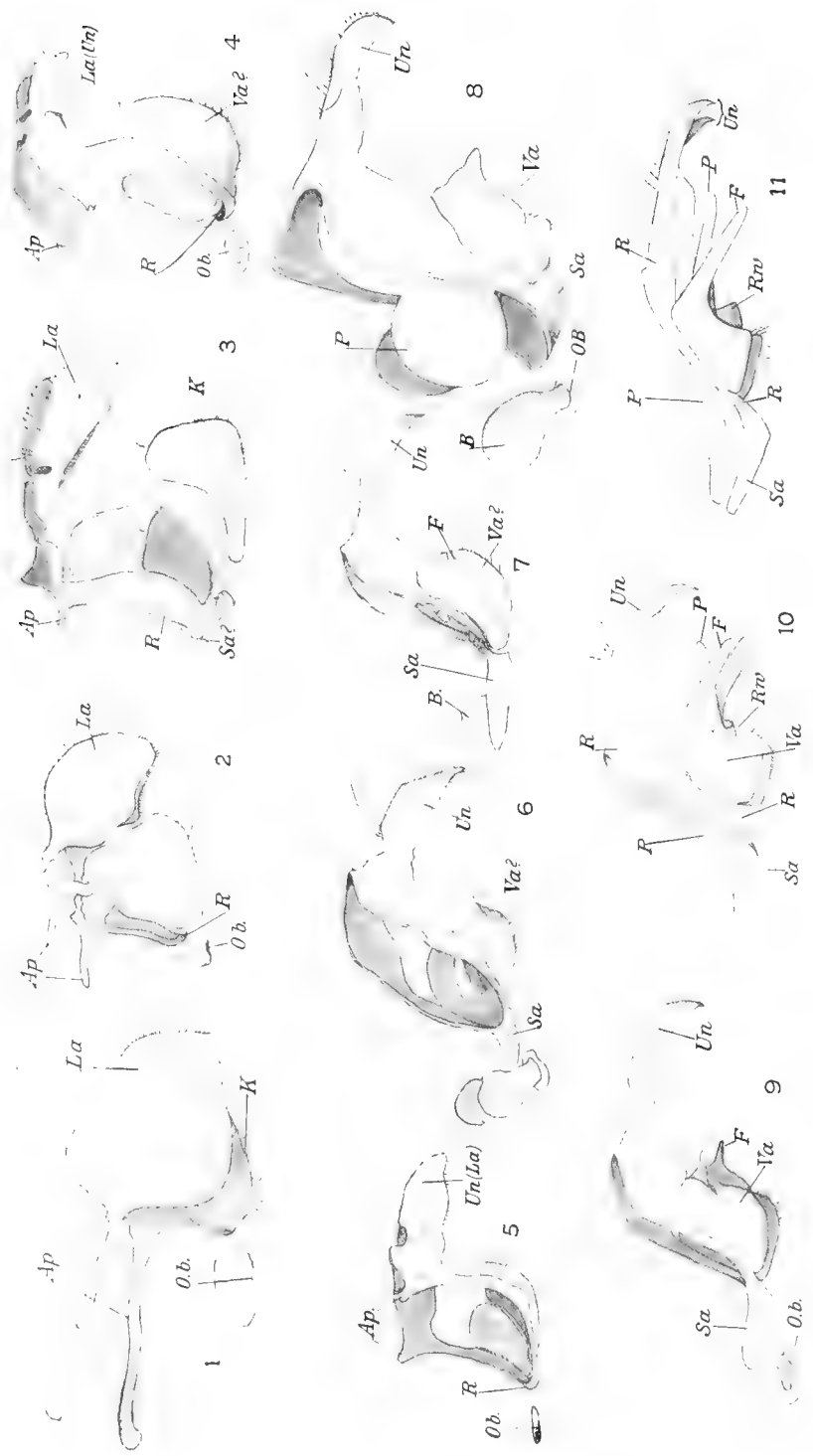
1906. G. SMITH. Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 29. Monogr.
 1886. M. STANDFUSS. Lepidopterologisches. Stett. entom. Zeitg. 47. Jahrg.
 1898. — Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. Neue Denkschr. allg. Schweiz. Gesellsch. ges. Natw. Bd. 36.
 1912. O. STECHE. Die „sekundären“ Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechts. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 8.
 1891. H. TETENS. Resultate der anatomischen Untersuchung eines lateralen Zwitters von *Smerinthus populi*. Berl. entom. Zeitschr. Bd. 36.
 1906. K. TOYAMA. Studies on the Hybridology of Insects. I. Bull. Coll. Agr. Tokyo, Imp. Univers. Bd. 7.
 1896. E. VERNON und E. BISSON. Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim weiblichen Geschlechtsapparat von *Bombyx mori*. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 61.
 1906. K. WENKE. Anatomie eines *Argynnis paphia*-Zwitters, nebst vergleichend-anatomischen Betrachtungen über den Hermaphroditismus bei Lepidopteren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 84.
 (M. WISKOTT, zit. nach SCHULTZ und STANDFUSS 1898.)

Tafelerklärung.

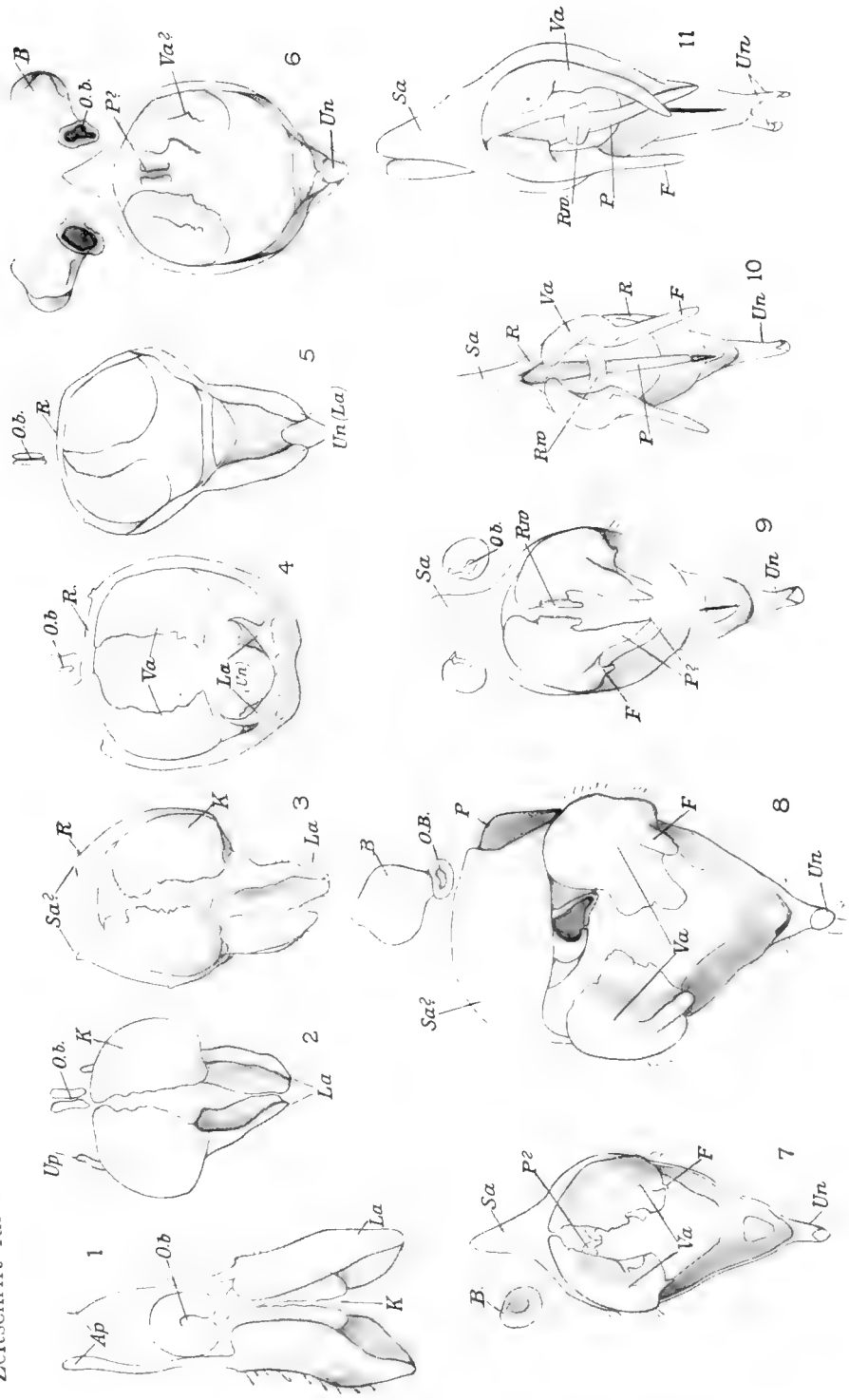
Tafel 4. Kopulationsapparate im Profil. 1. Normales Weibchen. 2.—9. Gynandromorphe Weibchen mit steigender männlicher Tendenz. 10. Normales Männchen. 11. Gynandromorphes Männchen.

Tafel 5. Dieselben elf Kopulationsapparate in ventraler Ansicht. Für beide Tafeln gelten die Bezeichnungen:

La. = Laminae abdominales.	Un. = Uncus.
K. = Vaginalkegel.	V. = Valven.
Ap. = Apophysen.	B. = Bursa copulatrix.
O. b. = Ostium bursae.	F. = Valvenfortsatz.
R. = Chittring (9. Segment).	P. = Penis.
Sa. = Saccus.	Rw. = Ringwall der Penisscheide.



Reppelbaum del



Kleinere Mitteilungen.

New researches into some statistics of *Coffea*.

(Third communication.)

By P. C. van der Wolk (Buitenzorg-Java).

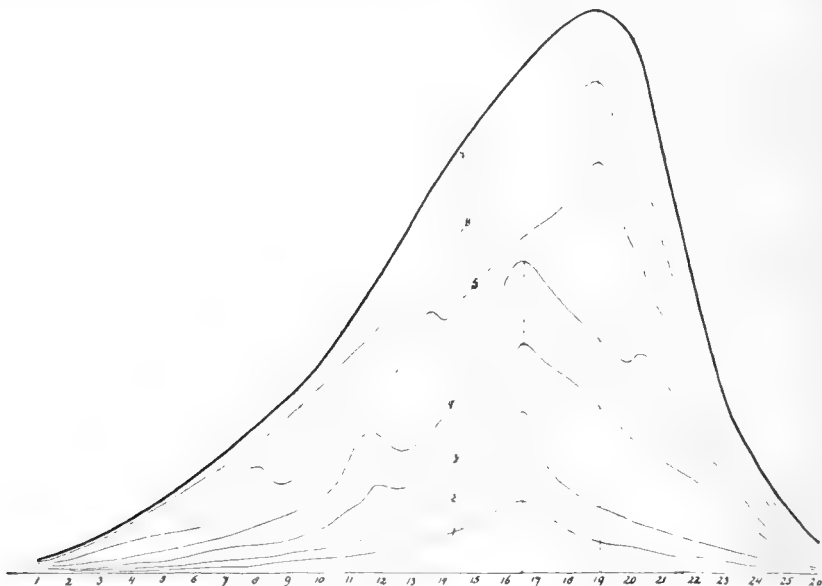
§ I.

The further statistical working of my coffee material, based upon the analysis of frequentation curves, has made me acquainted with a new and astonishing case, through which the results of both my previous communications⁽¹⁾ concerning this matter are exhibited in a new light.

The question which arises in this third communication is exemplified in the curve following here below. This curve again has reference to the leaf-lengths of *Coffea Uganda*. It is the frequency curve of the leaf-lengths of *one and the same tree*. The method of curve analysis is again the same as that in both of my former communications. The measurements began at the base of the tree, and extended gradually of the top. At 6 different heights of the tree the results already obtained were each represented by a curve. Finally the 7th curve, represented by a thick line is the definitive end-curve of all the leaf-lengths. In both of the former communications we saw how that generally the different curves, *within* the definite end curve, are present in a greater or smaller number of removings; the tops of the different curves remove in all directions, whereby the crucial point is still that the place of those tops is not so arbitrary. But that *definite* tops during the development of the tree *return again and again*. The tops i. e. the different curves are representative of different properties. Thus the tree possesses a greater number of qualities of leaf-length and those different qualities are not regularly and not in like capacity of expression distributed over the tree. We have seen in the second communication how that one or more of these properties suddenly becomes latent, whereby in some cases these qualities which had become latent can appear later on, while an illustration also was given of how that after the disappearance of the properties they never manifested themselves again. In the first communication indeed a case was given of *Robusta*, in which the different curves by means of which the tree was analysed were all

⁽¹⁾ See vols. 10 and 11 of this periodical.

precisely the same (fig. 1 of the first communication). We then obtain as an *end curve* a remarkable many-topped line which in the beginning produces the impression of being the product of too small a number of leaves. This is not the case however. In the first place the average number of leaves of the trees with which I experimented is about 2000. But the essential point again is this, and as I have in all my communications always pointed out with the greatest insistence, that *all* the curves of that analysed end-curve have *exactly that same* many-topped habitus. In this case the different leaf-length properties or the activity of these properties are very regularly distributed over the tree. Such examples I have often met with, and they will later be set forth in extenso. Let us now consider our new curve, we shall then make ourselves acquainted with something quite different.



I thought in the beginning to have an instance in which all the curves exhibited precisely the same top as was the case with the first four curves. Suddenly however half-way up the tree, the top thrust out a large distance to the right side, and to my astonishment the consequent curves as well as the definite end curve exhibited exactly the same top as curve 5. It is noteworthy that this top-removing happened *suddenly, without transition*. Now it is known from my second communication that, as in the analysis of all my other curves, the removing of the top occurs *suddenly without the least transition* (see the second communication).

One will regard this newly recorded case as a bud-variation. However in any case it is indeed a particular sort of bud-variation. Really not a bud-variation in the sense in which one is generally accustomed to conceive

it. We have here the case then that not merely one branch, nor a single small part of the tree exhibits a strong deviation, but that suddenly the *entire* further part of the tree deviates, and this deviation is constant. About the lower half of the tree there is an average leaf-length of 16 ½ c. M., whilst the upper half of the tree has an average leaf-length of 19 c. M. Both parts are *each in its-own way* constant in character. One would be much inclined in my case to speak of a *vegetative mutation*. Yet relying on the principal of the Sympodial construction of the tree we can speak of a bud-variation.

Let us now refer back to both of the previous investigations. We then once more observe all those analysed curves. Is there then a difference in principle between this newly recorded case and all the others? Is there a difference in principle in the question whether it is *only once* that a top removing of the curves occurs within the end curve (as in our present case) or that *several times* top-removing takes place (as is the case in the two previous communications). Certainly not. In all these cases we have to deal with precisely the same phenomenon. In all the curves analysed in both of the previous communications we have had to deal with *repeated bud-variation*, whereby we again draw attention to the fact that variations do not so much take place in all sorts of arbitrary directions, but that *definite variations are repeated in the same way*. The number of variations is limited. The *modes* of variation are limited. *One variation suddenly passes into the other, without any transitional interval*, just as we have explained in *extenso* in the second communication. This sudden transition of one variation into another, this *individualization of the variations* is indeed a proof that we have here to deal with an expression of *definite clearly marked properties*. No further doubt is possible here. In different parts of the tree different properties manifest themselves. This phenomenon is precisely the same as the occurrence of "the different modifications" in the very same sort of plants on the same land, quite according to their position, quite according to the way in which external influences affect them. With the coffee trees treated of by me, that phenomenon occurs in a minor degree *in one and the same tree*. The different curves within such an analysed curve are just so many *modifications*. Under the influence of other circumstances other properties, other factors, come to predominate and confer another character on that part of the tree, precisely so as with the "modifications" of whole plants. Concerning this concept relating to the nature of modification I refer back to both of my former publications respecting the statistics of *coffea*.

§ 2.

The problem of the non-genetic factors.

It speaks for itself that the results before communicated and contemplated anew have set in a shrill light the antithesis between *nonhereditary*

modifications and *hereditary properties*. A problem lies between these two phenomena, but still there will not be a single investigator into heredity who will not feel that an inconsequence exists in the separation of the two phenomena. This separation is highly unsatisfactory and has the character of artificiality. The whole of my investigation has brought to light how that of a single "external" property: "*leaf-length*", further factors are present, moreover that with one and the same tree these factors are not activated in precisely the same manner but that in different parts of the tree, i. e. in different phases of development different factors predominate. This is but to say that different circumstances of growth have a different influence on the activity of the great, the vastly great, complexity of factors of which the tree is built up. External circumstances have therefore indeed a like influence upon the activity of the factors. This is the principle whereon the foundations of "*modifications*" rest. Yet it is beyond dispute that the seed again produces the complete resulting or standard plant or at any rate is in the condition to produce it, so that the generative part apparently has nothing to do with that influence through external circumstances. Still it is illogical and inconsistent to make a division between these two phenomena. They *must* be bridged over, and it seems to me that it is not difficult to bring these two phenomena into a single point of view.

I therefore submit the following hypothesis to consideration:

The foundation is of course the doctrine of factors. In the plant are found the factors which form the basis of the properties of the habitus. Let us now regard it an open question how we have to demonstrate the factors, be it as living substances, or be it as chemical materials; principally this is of little importance.

The essential point is then that these factors are not *of themselves sufficient* to give the plant a habitus.

We must picture to ourselves that these factors *influence* the plant. They act as *stimuli* to the plant. A definite factor *stimulates* in a definite manner, and the plant *reacts* on this stimulation; it reacts in a definite manner, and that reaction displays itself to us by the assumption of a definite habitus. The *factors* are thus *real* things. These factors form a definite limited group, a definite quantity etc., *all* these factors are found in the generative cells, and so the offspring of the plant has thus the same factors, is thus precisely as the mother plant. Thus, the factors are *real* things. *Stimulation*, however, is something *energetic*, something *unreal*. Now throughout physiology of stimulation is to a great extent dependant on external circumstances. We can imagine that through different external circumstances some factors stimulate *more powerfully*, and thus *those factors* will determine the habitus of the plant. *So the modifications arise*. Yet these modifications are thus quite *temporary* are only inherent to definite

circumstances. They fluctuate *with* those circumstances. Yet, *energetic as they are*, they are *not inherited*: only the **real factors**, the *stimulators*, the actual *causers* of the properties of the habitus these are *all* truly inherited, what thus is *not* inherited is only the *measure of activity* of definite factors, since this measure of activity is a function of circumstances: it is something accidental and temporary. If thus a plant is brought under special circumstances so that it acquires a deviating habitus, therefore becoming "modified", then those factors which define such a modification *are present in the "normal" plant also*. The offspring of such a modification, that yields again so-called normal plants, *possesses those factors which determine the modification also*: indeed they are not so typically exhibited because circumstances do not permit it. Only through minute statistical analysis can it appear that those factors indeed are really present. Thus there exists absolutely no difference between the modification properties and those of heredity. They are both equally hereditary. The difference between genetic and non-genetic factors does not exist. *All factors are genetic factors*. The question is only that when under different circumstances, factors are *not* all activated in the same way, nor all with the same measure of energy, i. e. *not all of them stimulate the plant to an equally marked degree*. Through this hypothesis the bond of reconciliation is established in a very plain way between the genetic and non-genetic factors.

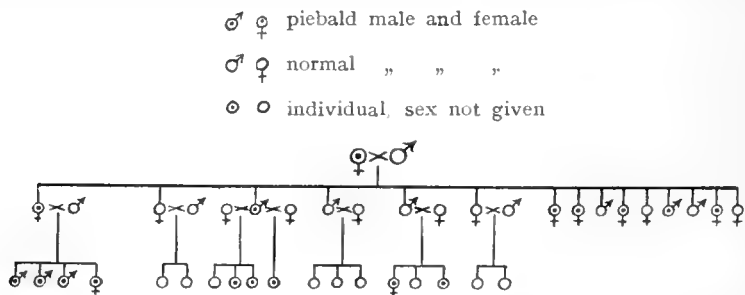
Through this hypothesis the doctrine of heredity has acquired a background: the whole is in harmony with the foundations of modern physiology, that viz: the living organism is a function of stimulations, and that therefore a complete habitus is a function of stimulations. The rigid notions of recent doctrines of heredity have not been in accord up to now with the above stated fundamental principles of physiology. Let it be clearly understood *I do not say that external circumstances are the actual constructors of the organism*. No! *The factors are and remain the formers of the organism*. The degree to which the factors are activated is however a function of circumstances, even this influence remains constantly *limited within the province of factors*. Yet because that from a single "property" even a great number of factors may be present, all of which factors differ more or less from each other, therefore, through different circumstances, the habitus of a plant may vary even in accordance to the degree of differences in which these factors are activated. The more factors there are of such a "property" the more powerfully may the plant be modified. Concerning the *practical signification* of this, I refer to my second treatise.

Buitenzorg, August 1913.

Referate.

Simpson, Q. I., and Castle, W. E. A family of Spotted Negroes. *American Naturalist*, 1913. 47, p. 50—56.

The peculiarity in the family described consists of a piebald condition of the skin and hair. A pure white patch begins on the top of the head, extends down over the face, where it may be interrupted, and spreads out over the chest; it may extend over the abdomen to the knees and round the sides of the body to the back, but never reaches the mid-dorsal line. The middle of the back, lower forearm and hands and the feet are always pigmented. The white area may be quite unpigmented, or more or less spotted. The founder of the stock was a woman whose parents were normally coloured negroes, not, however, of pure blood. She married in 1868 a normal "medium dark" husband, and had fifteen children, eight piebald and seven normal. They and their children are represented in the following pedigree, constructed from data given in the paper. It is clear therefore that only piebalds transmit the condition, and the case would be a typical Mendelian dominant if there were not a considerable excess of piebalds in the last generation. This is possibly due to incomplete records.



L. DONCASTER.

Pearson, Karl, F. R. S., Nettleship, E., F. R. S., and Usher, C. H., M. B., B. C. A Monograph on Albinism in Man. Part II, Text and Atlas. Part IV, Text and Atlas. (Draper's Company Research Memoirs, 1913, 30s. and 21s. net.)

The second part of the Monograph on Albinism, of which the first part has already been issued, consists of several quite independent sections, which are not intended to be related except in their bearing on the general question of deficiency of pigment, for the word Albinism is used by the

writers in the widest possible sense. It is doubtful whether it will help to remove the confusion which at present exists, to include under one term complete absence of pigment, general or local reduction of pigment, and the condition which may be described as piebalding, but the mass of facts collected, even though they belong to what are probably very different categories, cannot fail to be of value to all investigators of the object.

The first section (Chapter VII) is devoted to the Albinotic eye in Man. It is shown that all stages of reduction of pigment are found, both in the mesodermal and epidermal pigment layers, but that, except in the case of one young infant, there is no recorded case of complete absence of pigment from the retinal epithelium. The completely non pigmented eye, such as exists in true albino mice, is therefore possibly nonexistent in Man. The vision of the albino eye, and its relation to Nystagmus and other defects, is fully dealt with.

In the chapter on albinotic hair, it is concluded "that albinism of the hair is as widely diverse in character as albinism of the eye . . ." The snow-white hair of a clinically complete albino may contain a few pigment granules, and the hair of normal persons (especially red or yellow hair) may have none, but only diffuse pigment. There is no complete correlation between albinism of the hair and eyes, and there appears to be distinct tendency for red hair to be frequent in albinotic stocks.

A long chapter is devoted to a description of eyes with deficiency of pigment in animals, ranging from total absence to the wall-eye, which corresponds most nearly to the blue eye in man. This is followed by a very interesting section on the seasonal variation of animals which turn white in winter. Specimens of the Variable Hare were kept alive over a considerable period, and the manner of the change closely watched. The result is "all in favour of the view that both the vernal and autumn changes are associated with falling off of old hairs and the appearance of young shorter hairs which are pigmented at the vernal change and white at the autumn change". Confirmatory evidence is given from the Stoat. There is no satisfactory evidence that the pigmentation of the eyes varies with the season.

The last chapter deals with breeding experiments with an albinotic strain of Dogs (Pekinese), and is the least satisfactory in the volume. The writers sum up the results by saying "We have learnt enough to be sure that no simple form of Mendelian theory applies to the inheritance of coat-colour in dogs . . ." By this is meant that the somewhat complex results obtained cannot be explained on the assumption that one pair of characters only is involved. No attempt is made, however, to analyse the factors which are concerned.

The Atlas of Part II contains 31 beautifully executed plates, several of them colour. Part IV consists of an Atlas of nearly 700 pedigrees on 59 plates, with a volume of descriptive text and bibliography. To the investigator this is probably the most important part of the whole monograph, for the descriptions are very full, and supply a most valuable source of information on the heredity of many forms of deficient pigment. A glance at the pedigrees shows that as far as inheritance is concerned, several quite distinct conditions are grouped together as 'albinotic'. Several pedigrees of total albinism show a descent suggesting a typical Mendelian recessive; a white lock of hair is equally clearly a dominant feature. In many cases, especially when partial and complete albinism occur in the same family, there are irregularities which would make any generalization

on the mode of inheritance premature. In one case albinism is inherited in the typical sex-limited manner familiar in colour-blindness and haemophilia. An inspection of the pedigrees therefore confirms the impression gained from the text of Part II that the term albinism, as used in the monograph, includes conditions of many different kinds, and that what is now chiefly wanted is that these various conditions should be disentangled from one another. The work under review provides invaluable material for such an undertaking.

L. DONCASTER.

Kajanus, Birger. Über einen spontan entstandenen Weizenbastard. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung 1912. Bd. 1, S. 13.

In einer ziemlich dichtährigen Pedigreezucht von *Triticum turgidum* wurde eine fast grannenlose Pflanze aufgefunden, deren Nachkommenschaft in Begrannung, Spelzenbehaarung und Ährendichtigkeit spaltete, so daß der Verdacht einer Fremdbestäubung durch einen in der Nähe befindlichen lockerährigen, unbegrannnten und glattspelzigen *vulgare*-Typus nahe lag. Zwei spätere Nachkommen ergaben dann Spaltungen, die auf nochmalige Bestäubung mit Spelpollen hindeuteten. Es wurden nun die Nachkommen auf ihre Erblichkeitsverhältnisse geprüft, wobei die behaarten, grannenlosen und lockerspelzigen Formen konforme oder mendelspaltende Nachkommenschaften lieferten, während sich die glattspelzigen begrannnten und dichtspelzigen Pflanzen durchwegs als homozygotisch verhielten. Abweichungen von den theoretischen Zahlenverhältnissen der Spaltung werden durch die Vermutung nochmaliger spontaner Kreuzungen, bei Auftreten glatter Individuen in behaarten Beständen durch die Möglichkeit einzelner Verlustmutationen erklärt, die auch bei dieser Eigenschaft die zu weiten Spaltungsverhältnisse beeinflußt haben könnten. Die gegenseitige Unabhängigkeit der einzelnen Merkmale voneinander wird betont; ebenso die Schwierigkeit, das Merkmalspaar „loser-fester Spelzenschluß“ exakt in den Auszählungen zu klassifizieren. Da der Befund der Dominanz des losen Spelzenschlusses den Beobachtungen von Rimpau und v. Tschermak widerspricht, so glaubt Verfasser, daß die Differenz unter Umständen darin zu finden sein könnte, daß die intermediären Formen das einmal zur rezessiven, das anderemal zur dominierenden Seite gezogen wurden; oder aber es bestehe auch eine genetische Differenz deshalb, daß diese beiden Autoren nur *vulgare*-, Verfasser aber *turgidum*-Blut in seiner Kreuzung habe. Hinsichtlich der Form der Klappen und der Brüchigkeit der Spindel wie auch der Ährenform und der Bereifung (Wachsüberzug) der Ähren sind die Ermittlungen nicht zu zahlenmäßigen Ergebnissen gelangt. Verfasser schließt seine Abhandlung mit folgender Zusammenstellung:

1. Kreuzbefruchtung tritt bei Weizen ziemlich leicht ein, weshalb man bei Vererbungsversuchen wie bei Elitovermehrungen damit rechnen muß, sofern vollständige Isolierung nicht stattfindet.
2. Behaarung und Kahlheit der Ähren bilden ein mendelndes Merkmalspaar, das durch Anwesenheit bzw. Abwesenheit eines Gens für Behaarung erklärt werden kann.
3. Grannenlosigkeit und Begrannung der Ähren bilden ebenfalls ein mendelndes Merkmalspaar, das von der Anwesenheit bzw. Abwesenheit eines Hemmungsgens abhängt.
4. Der feste Spelzenschluß von *Triticum Spelta*, der über den losen Spelzenschluß von *Triticum vulgare* dominiert, verhält sich bei Verbindung mit *Triticum turgidum* rezessiv, wahrscheinlich weil sich der

Spelzenschluß des letzten Typus von demjenigen des gewöhnlichen Weizens genetisch unterscheidet.

5. Die Merkmalspaare Behaarung-Kahlheit, Begrannung-Grannenlosigkeit, loser-fester Spelzenschluß mendeln unabhängig voneinander.
6. Der Square-head-Typus ist gegen lockerere Ährentypen rezessiv.
7. Es gibt einen *compactum*-ähnlichen Ährentypus, der sich gegen lockerere Typen rezessiv verhält, während das eigentliche *compactum* über lockerere Ährentypen dominiert.
8. Für die Bereifung der Weizenähren sind mindestens zwei Gene anzunehmen.

Referent möchte mit Rücksicht auf seine eigenen Erfahrungen nicht allen diesen Schlußfolgerungen ohne jeden Vorbehalt zustimmen, sondern hat Grund zu der Überzeugung, die durch vorliegende verdienstliche Arbeit eher gestützt als beseitigt wird (vgl. die vielen Ausnahmen von den theoretisch geforderten Zahlenverhältnissen der Spaltungen), daß die Genetik des Weizens schwieriger aufzuklären ist, als nach den seitherigen Untersuchungen anzunehmen wäre.

L. Kiebling.

Hamshaw, Thomas H. "The fossil Flora of the Cleveland District of Yorkshire: The flora of the Marske Quarry." Quart. Journ. Geol. Soc. 1913. 69, pp. 223—251, pls. XXIII—XXVI.

The coast of Yorkshire is classic ground for the palaeobotanist, and the numbers of good specimens found there have long attracted attention: some of the species were even described by Brongniart. Prof. SEWARD's Museum Catalogue of the Yorkshire Jurassic flora (publ. 1900) crystallised the work on these rich deposits up to that date. Since then much detailed collecting has been done, and thanks, principally to the work of Mr H. H. THOMAS, more detailed accounts of the distribution of the plants in the different beds, is being rendered available. The "Ecology" of fossil plants awaits the worker, and the Jurassic beds seem favourable ground. In the present paper a number of plants are described from Marske Quarry in Yorkshire, a spot near to, but not identical with the usually-worked localities. *Marattiopsis anglica* sp. nov. and *Pseudoclenis lanei* sp. nov. are described for the first time. In the geographical distribution of the plants it is noted that these two species as well as *Baiera longifolia* (Brongn.) and *Dictyozamites harwelli* Sew. are not found in the other localities in England.

M. C. STOPES.

Seward, A. C. "A Contribution to our Knowledge of Wealden floras, with especial reference to a Collection of Plants from Sussex." Quart. Journ. Geol. Soc. 1913. 69, pp. 85—116 and pls. XI—XIV.

The rich deposits of Wealden plants described by Prof. SEWARD in the British Museum Catalogue and elsewhere, have helped to render this flora one of the better known of fossil floras. SEWARD's "Catalogue" of Wealden Plants was published in 1894 however, and since then a number of further facts have come to light. The present paper both brings the whole subject more up to date and also describes several new specimens from Sussex which have been recently obtained by W. DAWSON and Fathers TEILHARD DE CHARDIN and FÉLIX PELLETIER. The following are the species described for the first time, or of which older descriptions are

supplemented. *Equisetites Lyelli* (Mant.), *Lycopodites Teilhardi* sp. nov., *Selaginellites Dawsoni* sp. nov., *Sagenopteris Mantelli* (Dunk.), *S. acutifolia* Sew., *Matonidium Goepperti* (Ett.), *Hausmannia pelletieri* sp. nov., *Ruffordia Goepperti* (Dunk.), *Pelletieria valdensis* gen. et sp. nov., *Cladophlebis browniana* (Dunk.), *Onchyopsis Mantelli* (Brongn.), *Teilhardia valdensis* gen. et sp. nov., *Dichopteris delicatula* sp. nov., *Williamsonia carruthersi*? Sew., *Otozamites klipsteinii* (Dunk.), *Ctenis* sp., *Conites berryi* sp. nov., *Araucarites pippingfordensis* (Ung.), *Pinites solmsi* Sew., *Sphenolepidium kurrianum* (Dunk.).

Of these by far the most interesting is the record of a new species of *Hausmannia*. The genus was described by DUNKER, and is found in several mid-European deposits, but has not hitherto been recognised in the Wealden of England. The specimens now described are exceedingly good and leave no doubt as to the correctness of the description.

A complete list of all known British Wealden plants follows with critical notes on some of the species, and the likeness of the Wealden flora to the corresponding floras in America is noted. It is also pointed out that it is not easy to separate this flora from the Jurassic; but the author suggests that "*Onchyopsis mantelli*, *Weichselia mantelli* and a few other types may be described as useful plants pointing to a Wealden age".

M. C. STOPES.

Gordon, W. T. "On *Rhetinangium arberi*, a new genus of Cycadofilices from the Calciferous sandstone series." Trans. Roy. Soc. Edin. 48, pp. 814—825, pls. I—III. Edinburgh 1913.

This paper consists chiefly of a detailed anatomical description of a new genus of fossil stem. The fossil is a member of the Cycadofilices, a group which is of great interest and importance, connecting the ferns and cycads, and the new genus is of particular interest because it is from a lower horizon than most of the genera of Cycadofilices of which the anatomy is known. The specimens of *Rhetinangium* on which the genus is founded, come from the Calciferous Sandstone of Scotland, which is of Lower Carboniferous age. At first sight the stem appeared so much to resemble *Heterangium* that it was thought to be a new species of that genus. The exarch nature of the xylem however at once separates it from *Heterangium*. The genus *Megaloxylen* appears to be the one most nearly allied to the newly described form, but it does not entirely coincide with it. *Rhetinangium* is simpler than *Megaloxylen*, but as it occurs in rocks of earlier stage, this is what one might expect if the two plants belong to the same series. The details of the anatomical features of the plant are illustrated by fine photographs.

M. C. STOPES.

Neue Literatur.

Unter Mitwirkung von

L. Blaringhem-Paris, L. Breslawetz-St. Petersburg, L. Doncaster-Cambridge (Engl.), E. M. East-Cambridge (Mass.), Rh. Erdmann-Berlin, M. Daiber-Zürich, N. Heribert-Nilsson-Landskrona, L. Kiessling-Weihenstephan, A. Pfügel-Berlin, E. Stehn-Bonn, T. Tammes-Groningen, R. A. Walther-Gießen, A. Zweig-Berlin

zusammengestellt von

E. Schiemann-Berlin, G. Steinmann-Bonn.

(Im Interesse möglicher Vollständigkeit der Literaturlisten richten wir an die Autoren einschlägiger Arbeiten die Bitte, an die Redaktion Separata oder Zitate einzusenden, vor allem von Arbeiten, welche an schwer zugänglicher Stelle publiziert sind.)

I. Lehrbücher, zusammenfassende Darstellungen, Sammelreferate über Vererbungs- und Abstammungslehre. — Arbeiten von mehr theoretischem Inhalt über Vererbung und Artbildung.

- Auerbach, F. 1913. Die Variationskurve in der Biologie. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre 11. S. 18—38. 6 Textfig.
- Blaringhem, L. 1913. Le perfectionnement des plantes. Paris, E. Flammarion. 1 Bd. 192 S. kl. 8° 30 Textfig.
- Blaringhem, L. 1913. A propos de l'hérédité en mosaïque. Bull. Soc. bot. France 60. S. 282—283.
- Backer, H. T. 1913. Caractères physiques de la structure des composés organiques. Revue Scient. Paris 2. S. 679—687.
- Bastian, Ch. 1913. La génération spontanée; sa réalité et ce qu'elle implique. Revue Scient. 2. S. 385—395.
- Bateson, W. 1913. Problems of genetics. New Haven; Yale Univ. Press; London: H. Milford, Oxford Univ. Press. 1 vol. 258 S. 8° 2 Tafeln. 13 Textfig.
- Bergson, Poincaré H., Gide, Ch. 1913. Le matérialisme actuel. Paris: E. Flammarion. in-12.
- Berthelot, D. 1913. Les mécanismes biologiques et les phénomènes électriques. Revue Scient. 2. S. 31—38.
- Baur, E. 1913. Einige für die züchterische Praxis wichtige Ergebnisse der neuen Bastardierungsforschung. Beit. z. Pflzucht. 1. S. 32—49.

- Bonnevie, K.** Retninger og resultater in den moderne eksperimental-biologiske forskning. *Naturen*, Jahrg. 37. S. 163—183.
- Cauillery, M.** 1913. Le problème du déterminisme du Sexe. *Biologica* 3. S. 193—202.
- Cauillery, M.** 1913. Les problèmes de la Sexualité. Paris: Flammarion. 330 S. 48 Fig. in-12.
- Collins, G. N.** 1913. Mendelian Factors. *Science*, N. S., 38. S. 88—89.
- Correns, C.** 1913. Selbststerilität und Individualstoffe. *Biol. Centralbl.* 33. S. 389—423.
- Cresson, A.** 1913. L'espèce et son serviteur. (Sexualité, Mortalité). Paris: Alcan. 42 Fig. in-8°.
- Davis, B. M.** 1913. The problem of the origin of *Oenothera Lamarckiana* de Vries. *N. Phytologist* 12. S. 233—241. 1 Taf.
- Ekman, S.** 1913. Artbildung bei der Copepodengattung *Limnocalanus* durch akkumulative Fernwirkung einer Milieuveränderung. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 11. S. 39—104. 9 Textfig.
- Emerson, R. A.** 1913. The Possible Origin of Mutations in Somatic Cells. *Amer. Nat.* 47. S. 375—377.
- Emerson, R. A.** 1913. The Simultaneous Modification of Distinct Mendelian Factors. *Amer. Nat.* 47. S. 633—636.
- Franz, V.** 1913. Tierverstand und Abstammungslehre. *Biol. Centrbl.* 33. S. 379—85.
- Gates, R. R.** 1913. The mutations of *Oenothera*. *Nature* 91. S. 647—648.
- Greil, A.** 1913. Allgemeine Prinzipien der Entwicklung und Vererbung. *Die Naturwiss.* 1. S. 642—46.
- Groß, J.** 1913. Was sind Artmerkmale? Eine Antwort an Herrn Prof. A. Lang. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 10. S. 154—158.
- Gruber, K.** 1913. Das Problem der Temporal- und Lokalvariation der Cladoceren. *Biol. Centralbl.* 33. S. 455—468.
- Haecker, V.** 1913. Vererbungsgeschichtliche Einzelfragen III. Über den Gang der Vererbung erworbener Eigenschaften. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 11. S. 1—9.
- Hagedoorn, Mrs. C. and A. L.** 1913. Selection in Pure Lines. *Amer. Breeders Mag.* 4. S. 165—168.
- Hansemann, D. v.** 1913. Die Vererbung von Krankheiten. *Arch. f. soziale Hyg.* 8. S. 238—251.
- Harris, J. A.** 1913. The Data of Inter-varietal and Inter-specific Competition in their Relation to the Problem of Natural Selection. *Science* 38. S. 402—403.
- Heimann, G.** 1913. Über die Vererbung erworbener Eigenschaften. *Dtsch. mediz. Wochenschr.* S. 1687.
- Hilzheimer, M.** 1913. Beiträge zur Kenntnis der Formbildung bei unsern Haustieren, insbesondere in bezug auf den Schädel. *Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biologie* 10. S. 273—289.
- Hilzheimer, M.** 1913. Stammesgeschichte der Wirbeltiere. *Monatshefte f. nat. Unterricht (N. F.)* 6. S. 465—570. 6 Textfig.
- Hobhouse, L. T.** 1913. Development and Purpose. Essay towards a Philosophy of Evolution. London. 1 vol. 416 S. 8°.

- Jenkins, J. A. 1913. Mendelian Sex-Factors in Man. *Journ. of Genetics* 3. S. 121—122.
- Jennings, H. S. 1913. Causes and determiners in radically experimental analysis. *Amer. Nat.* 47. S. 349—360.
- Jennings, H. S. 1913. Doctrines held as Vitalism. *Amer. Nat.* 47. S. 385—417.
- Jordan, D. S. 1913. The law of the geminate species. *Dudley Mem. Vol. Stanford Univ.* S. 110—122.
- Kammerer, P. 1913. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Pflanze, Tier und Mensch. 1. Bd. 101 S. 80.
- Kaye, W. J. 1913. A few observations on Mimicry in Syntomid Moths. *Trans. Entom. Soc. London.* Pt. I. S. 1—10.
- Kingsbury, B. F. 1913. The Fitness of Organisms from an Embryologist's Viewpoint. *Science* 38. S. 174—179.
- Klebs, G. 1913. Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. *Sitzber. Heidelb. Ak. d. Wiss. math.-nat. Kl., Abt. B.* S. 1—47.
- Klatt, B. 1913. Entgegnung auf die Abhandlung Dr. Max Hilzheimers über die Formbildung bei unsern Haustieren. *Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biologie* 10. S. 327—331.
- Kraemer, H. 1913. Über die ungünstigen Wirkungen naher Inzucht. *Mitteilungen der Deutsch. Landw. Gesellsch.* 36. S. 503—506; 37. S. 517—520.
- Kraemer, H. 1913. Familien- und Inzucht. *Deutsche landw. Presse.* Nr. 39 u. 40. S. 467 u. 475.
- Kroemer, K. 1912. Pfropfbastarde und Chimären. *Möllers deutsche Gärtner-Zeitung* Nr. 9, 10 u. 12.
- Le Dantec, F. 1913. *La mécanique de la vie.* Paris: Flammarion. 190 S. in-12.
- Lehmann, E. 1913. Lotsys Anschauungen über die Entwicklung des Deszendenzgedankens seit Darwin und den jetzigen Standpunkt der Frage. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre* 11. S. 105—117.
- Lloyd, R. E. 1912. *The growth of groups in the animal kingdom.* London.
- Ludowici, A. 1913. *Das genetische Prinzip. Versuch einer Lebenslehre.* München, Bruckmann. 1 Bd. 299 S. 80.
- McClung, C. E. 1913. Hertog on Problems and Reproduction. *Science* 38. S. 666—668.
- McHatton, T. H. 1913. Some Facts concerning Mendelism. *Science* 38. S. 24—25.
- Marcus, K. 1913. Präformation und Epigenese in der tierischen Entwicklung. *Die Naturwiss.* 1. S. 685—88.
- Maritain, J. 1913. *La philosophie bergsonienne.* Paris: Rivière. in-80.
- Meijere, J. de. 1913. Zur Vererbung des Geschlechts u. der sekundären Geschlechtsmerkmale. *Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biologie* 10. S. 1—36.
- Middleton, A. R. 1913. Work in Genetic Problems in Protozoa at Yale. *Amer. Nat.* 47. S. 434—440.
- Mollison, Th. 1913. Die Geltung des Mendelschen Gesetzes beim Menschen. *Die Naturwiss.* 1. S. 572—78.

- Morgan, T. H.** 1913. Simplicity Versus Adequacy in Mendelian Formulae. Amer. Nat. 47. S. 372—374.
- Noll, R.** 1913. Herders Verhältnis zur Naturwissenschaft und dem Entwicklungsgedanken. Arch. Gesch. Philosophie 26. S. 302—338.
- Pax, F.** 1913. Geschlechtsbegrenzte Vererbung im Tierreiche. Beitr. z. Pflzucht. 3. S. 175—188.
- Pearl, R.** 1913. The measurement of the intensity of inbreeding. Maine Agr. Exp. Stat. Bull. 215. S. 123—138.
- Pearson, K., Nettleship, E. and Usher, C. H.** 1911—1913. Monograph on Albinism in Man. Parts I and II, with Atlas I and II. London. Dulau & Co. 2 vols. issued. 525 S. 85 Taf. Qto. 31 cm.
- Perrier, E.** 1913. Hommage à Lamarck. Revue Scient. 2. S. 224—228.
- Plate, L.** 1913. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus. 4. Aufl. Leipzig, W. Engelmann. 1 Bd. XV u. 650 S. 8° 107 Textfig.
- Pohlig, H.** 1913. Abstammungslehre mit Rücksicht auf Erdgeschichte. Stuttgart. 192 S. 8°
- Quante, H.** 1913. Die Anwendung der Fehlerwahrscheinlichkeitsrechnung im Betriebe der Pflanzenzüchtung. Beitr. z. Pflzucht. 1. S. 154—175.
- Rabaud, E.** 1913. Les nouvelles théories de l'hérédité; adaptation et évolution. Biologica 3. S. 163—180.
- Ramsay, Sir W.** 1913. Le rôle de l'Hélium dans la nature. Revue Scient. 2. S. 545—551.
- Rauhut, G.** 1913. „Heterogenesis und Evolution.“ Praktische Blätter f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 10. S. 128; 11. S. 140.
- Reichenbach, H.** 1913. Die Vererbung erworbener Eigenschaften bei einzelligen Lebewesen. Arch. soziale Hygiene 8. S. 323—351.
- Reinheimer, H.** 1913. Evolution by Co-operation. Study in Bio-economics. London. 200 S. 15 Taf. 8°
- Roux, W.** 1913. Über kausale und konditionale Weltanschauung und deren Stellung zur Entwicklungsmechanik. Leipzig, Engelmann. 1 Bd. 66 S.
- Roux, W.** 1913. Über die bei der Vererbung der Variationen anzunehmenden Vorgänge, nebst einer Einschaltung über die Hauptarten des Entwicklungsgeschehens. Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmechanik der Organismen. Heft 19. S. 1—68.
- Ssajjegin, A. A.** 1913. Grundlagen der Theorie und Methodik der Züchtung der landwirtschaftlichen Pflanzen. (Russ.) Odessa, Kais. landw. Gesellsch. Südrusslands. 90 S. 17 Textfig.
- Stackelberg, E. v.** 1913. Zur Symbolik der Mendelschen Vererbungsregeln. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre 10. S. 150—154.
- Stuchlik, J.** 1913. Über Speziesbegriff; die Variabilität und Vererbung der Spezies. (Böhm.) Ziva. Nr. 4—7.
- Tandler, J. u. Gross, S.** 1913. Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin, J. Springer. 1 Bd. 169 S. 8°
- Vries, H. de.** 1913. Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera*. Berlin, Borntraeger. 1 Bd. 8° 22 Taf. 121 Textfig.

- Voß, W.** 1912. Moderne Pflanzenzüchtung und Darwinismus. Ein Beitrag zur Kritik der Selektionshypothese. Naturw. Verlag Godesberg-Bonn 1 Bd. 89 S. 80
- Wagner, P.** 1913. Die Mendelschen Vererbungsgesetze und ihre sichtbare Darstellung. Unsere Welt 5. S. 521.
- Wawilow, N.** 1913. Der gegenwärtige Stand der Frage nach der Immunität der Getreide gegen Pilzkrankheiten. (Russ.) Arb. Versuchsstation f. Pflanzenzüchtung am Moskauer Landw. Institut.
- Wawilow, N.** 1913. Beiträge zur Frage über die verschiedene Widerstandsfähigkeit der Getreide gegen parasitische Pilze. (Russ.). Arb. d. Versuchsstation für Pflanzenzüchtung am Moskauer landw. Institut. 3 Taf.
- Weismann, A.** 1913. Vorträge über Deszendenztheorie. 3. umgearbeitete Aufl. 1 Bd. 2 Teile; XIV u. 342 S.; VII u. 354 S. 3 Taf. 137 Textfig.
- Wernham, H. F.** 1913. Floral evolution; with particular reference to the sympetalous dicotyledons (repr. from New Phytologist). London, Wesley a. son. 1 vol. 152 S. 80
- Wille, N.** 1913. Über die Veränderungen der Pflanzen in nördl. Breiten. Biol. Centralbl. 33. S. 245—254.
- Wilson, J.** Unsound Mendelian. Developments, especially as regards the Presence and Absence Theory. Scientific Proceedings R. Dublin Soc. 8 (N. S.). S. 399—421.
- Zon, Raphael.** 1913. Darwinism in Forestry. Amer. Nat. 47. S. 540—546.

II. Experimentelle Arbeiten und Beobachtungen über Vererbung, Bastardierung und Artbildung.

a) Pflanzen.

- Barlow, N.** 1913. Preliminary Note on Heterostylism in Oxalis and Lythrum. Journ. of Genetics 3. S. 53—66.
- Bartlett, H. H.** 1913. Sex Forms in Plantago lanceolata. Rhodora 15. S. 173—178.
- Belling, J.** 1913. Third generation of the cross between velvet and lyon beans. Rep. Florida Agric. Exper. Station for 1912. S. 115—127.
- Blaringhem, L.** 1913. Influence du pollen visible sur l'organisme maternel; découverte de la scénie chez le blé. Bull. Soc. bot. France 60. S. 187—193.
- Blaringhem, L.** 1913. A propos de l'hérédité en mosaïque. Bull. Soc. botan. de France 60. S. 282.
- Blaringhem, L.** 1913. Fleurs prolifères de Cardamine des près. Bull. Soc. bot. de France 60. S. 304—312.
- Blaringhem, L.** 1913. Le perfectionnement des plantes. Paris: Flammarion. 190 S. 30 Fig. in-12.
- Brainerd, E.** 1913. Four hybrids of Viola pedatifida. Bull. Torrey Bot. Club 40. S. 249—260.
- Cockerell, T. D. A.** 1913. A Wine-red Sunflower. Science 38. S. 312—313.
- Collins, G. N.** 1913. Mosaic Coherence of Characters in Seeds of Maize. U. S. Dept. Agr., Bur. of Plant Indus. Circ. 132. S. 19—21.

- Collins, G. N.** 1913. Variety of Maize with Silks maturing before the Tassels. Circ. Dep. Agr. Washington. 11 S. 3 Textfig.
- Correns, C.** 1913. Eine mendelnde, kälteempfindliche Sippe (f. *delicata*) der *Mirabilis Jalapa*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre 10. S. 130—135.
- Daniel, C.** 1913. Nouvelles recherches sur les greffes herbacees. Rennes. 98 S. 54 Taf.
- Daniel, L.** 1913. Un nouvel hybride de greffe. C. R. Acad. Sc., Paris 157. S. 995—997.
- Davis, B. M.** 1913. Genetical Studies on *Oenothera* III. Amer. Nat. 47. S. 449—476.
- Davis, B. M.** 1913. Genetical Studies on *Oenothera* IV. Amer. Nat. 47. S. 547—570.
- Davis, B. M.** 1913. A much desired *Oenothera*. Plant World 16. S. 145—153. 4 Textfig.
- Domin, K.** 1913. Eine kurze Bemerkung über den Bastard *Barbarea vulgaris* \times *stricta*. Allg. bot. Ztschr. 1913.
- East, E. M.** 1913. Xenia and the Endosperm of Angiosperms. Bot. Gaz. 56. S. 217—224.
- Engler, A.** 1913. Einfluß der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse II. Mitt. Schweiz. Zentralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen 10. S. 191—386.
- Emerson, R. A.** 1912. The inheritance of certain abnormalities in Maize. Proc. Am. Breed. Association 7. S. 385—399. 7 Textfig.
- Emerson, R. A.** 1912. The unexpected occurrence of aleurone colors in F_2 of a cross between non-colored varieties of Maize. Amer. Naturalist 46. S. 612—615.
- Erikson, J.** 1913. Rönnoxeln (*Sorbus aucuparia* \times *suecica*). Fauna och Flora. S. 136—139.
- Fischer, H.** 1913. Ein interessanter *Tropaeolum*-Bastard. Gartenflora 62. S. 278—281. 1 Textfig.
- Fischer, H.** 1913. Über gefiederte Roßkastanienblätter. Gartenflora 62. S. 323—324, 343—344. 1 Textfig.
- Fleischmann, H.** 1913. Ein neuer *Cirsium*-Bastard. (Aus d. nachgel. Herbar Mich. F. Müllners.) Ann. k. k. Hofmus. Wien 27. S. 149—151. 2 Taf.
- Fletscher, J. J.** 1913. On a case of natural hybridism in the genus *Grevillea*. Linn. Soc. N. S. Wales Abstr. Proc. S. III—IV.
- Gard, M.** 1913. Les éléments sexuels des hybrides de vigne. C. R. Ac. Sc. Paris 157. S. 226—228.
- Goddijn, W. A. en Goethart, J. W. C.** 1913. Ein künstlich erzeugter Bastard *Scrophularia Neessii* Wirtz \times *S. vernalis* L. Mededeel. s'Rijks Herbarium Leiden Nr. 15. S. 10.
- Goodspeed, Th. H.** 1913. Quantitative studies of inheritance in *Nicotiana* hybrids II. Univ. Calif. Publ. 5. 169—188.
- Grote, L. R.** 1913. Zur Variabilität des *Bacillus paratyphi* B. Ctbl. f. Bakt. I. Abt. 70. S. 15—19.
- Harris, J. A.** 1913. On the relationship between the number of ovules formed and the capacity of the ovary for maturing its ovules into seeds. Bull. Torrey Bot. Club 40. S. 447—455.

- Harris, J. A. 1913. An Illustration of the Influence of Substratum Heterogeneity upon Experimental Results. *Science* 38. S. 345—346.
- Harris, J. A. 1913. Supplementary Studies on the Differential Mortality with respect to Seed Weight in the Germination of Garden Beans. *Amer. Nat.* 47. S. 683—700.
- Harris, J. A. 1913. A quantitative study of the factors influencing the weight of the bean seed. I. Intra-ovarial correlations. *Beih. bot. Ctbl.* 31. 1. Abt. S. 1—12.
- Hayek, A. v. 1913. Zwei interessante Cirsienbastarde. *Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien* 63. S. (72)—74).
- Hayes, H. K. 1913. The inheritance of certain quantitative characters in tobacco. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 10. S. 115—129. 8 Textfig.
- Heckel, E., et Verne, Cl. 1913. Sur les mutations gemmaires de *Solanum immit* Dunal, de *S. Jamesii* Torr. et *S. tuberosum* L. *C. R. Acad. Sc. Paris* 157. S. 484—487.
- Hilbert, R. 1913. *Hepatica triloba* Gil. mit gefüllter Blüte. *Allg. bot. Ztsch. f. Syst., Floristik etc.* Heft 9. S. 140—142.
- Howard, G. L. C. 1913. Studies in Indian tobaccos. III. The inheritance of characters in *Nicotiana tabacum* L. *Mem. Dep. Agr. India Bot. Ser. VI.* S. 25—114. 25 Taf.
- Hume, M. 1913. On the presence of connecting threads in graft hybrids. *N. Phytologist* 12. S. 216—221. 1 Textfig.
- Hurst, C. C. 1913. „Rogues“ in sweat-peas. *Sweat-pea Annual of 1913.* S. 1—12.
- Hurst, C. C. 1913. On the inheritance of minute variations in garden races of *Antirrhinum* (Notes on the experiments by the director of the Burbage experiment station for applied genetics). *Hinckley, J. Baxter a. sons.* S. 1.
- Hurst, C. C. 1913. The segregation of specific characters in F_2 hybrids of *Berberis* (Notes on the experiments by the director of the Burbage experiment station for applied genetics). *Hinckley, J. Baxter and sons.* S. 2.
- Ikeno, S. 1913. Studien über die Bastarde von *Paprica* (*Capsicum annum*). *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 10. S. 99—114. 2 Taf. 4 Textfig.
- Jesenko, F. 1913. Über Getreide-Speziesbastarde (Weizen-Roggen). *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 10. S. 311—326. 6 Textfig.
- Kajanus, B. 1913. Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der Beta- und Brassica-Rüben. II. *Brassica.* *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung* 1. S. 419—463. Taf. 7—9.
- Kossinsky, C. 1913. *Dianthus barbatus* L. \times *D. superbus* L. = *Dianthus Courtoisi* Rchb. au gouvernement de Kastroma. (Russ. u. dtsch.). *Bull. Jard. imp. bot. St.-Pétersbourg* 13. S. 52—54.
- Krauss, H. A. 1913. Blütenverdoppelung bei *Himantoglossum hircinum*. *Allg. bot. Ztschr.* 19. S. 115—116. 1 Textfig.
- Lacy, M. G. 1913. The Results obtained by crossing *Zea Mais* L. and *Euchlaena Mexicana* Schrad. *Amer. Nat.* 47. S. 511—512.
- Lang, H. 1913. Messungen an Tabakblättern. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung* 1. S. 287—300. 2 Textfig.

- Lesage, P.** 1913. Attitudes du Cresson alénois et leurs variations avec le sol, la grosseur et l'origine des graines. Bull. Soc. scient. méd. de l'ouest. 6 S.
- Lunell, J.** 1913. Another *Rhus glabra* Segregate from Nebraska. The Amer. Midland Nat. 3. S. 147—148.
- Marshall, E. S.** 1913. A new hybrid rock-rose. Journ. of Botany 61. S. 182—183.
- Massalongo, C.** 1913. Di un nuovo ibrido del genere *Symphytum* L. Bull. Soc. bot. ital. S. 78—79.
- Melchers, L. E.** 1913. The Mosaic Disease of Tomato and Related Plants. Ohio Naturalist 13. S. 149—175.
- Murbeck, Sv.** 1913. Zur Kenntnis der Gattung *Rumex*. Botaniska Notiser. S. 201—237.
- Nathanson, A.** 1913. Saisonformen von *Agrostemma Githago* L. Jhrb. f. wiss. Bot. 53. S. 125—153. 2 Taf. 3 Textfig.
- Nohara, S.** 1913. Statistische Studien über die Blüten von *Prunus Mume* S. et Z. Bot. Mag. Tokyo 27. S. 137—142.
- Overton, J. B.** 1913. Artificial Parthenogenesis in *Fucus*. Science, N. S., 37. S. 841—844.
- Pellew, C.** 1913. Note on Gametic reduplication in *Pisum*. Journal of Genetics 3. S. 105—106.
- Pollak, R.** 1913. Über Formenwechsel bei dem *Bacillus faecalis alcaligenes*. Ctbl. Bakteriologie I 68. S. 288—292.
- Punnett, R. C.** 1913. Reduplication Series in Sweet Peas. Journal of Genetics 3. S. 77—103.
- Revis, C.** 1913. Variation in *Bacillus coli*. The production of two permanent varieties from one original strain by means of „brilliant green“. Proc. r. Soc. London B 86. S. 373—376.
- Saunders, E. R.** 1913. On the mode of inheritance of certain characters in double-throwing stocks. A reply. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 10. S. 197—310.
- Schindler, B.** 1913. Über den Farbenwechsel der Oscillarien. Zeitschr. f. Botanik 5. S. 497—575. 5 Textfig.
- Schneider, C.** 1913. Ein neuer Primel-Bastard. Rep. Spec. nov. 12. S. 390—391.
- Shaw, J. K.** 1913. Color Correlation in Garden Beans. Science 38. S. 126.
- Spillman, W. J.** 1913. Color Correlation in Cowpeas. Science 38. S. 302.
- Sprecher, A.** 1913. Recherches sur la variabilité des sexes chez *Cannabis sativa* L. et *Rumex acetosa* L. Ann. Sc. nat. g. Sér. Bot. 17. S. 255—352.
- Stout, A. B.** 1913. Tomato-Nightshade Chimeras. Journ. N. Y. Bot. Garden 14. S. 145—150.
- Stout, A. B.** 1913. A Case of Bud Variation in *Pelargonium*. Bull. Torrey Bot. Club 40. S. 367—372.
- Swingle, W. T.** 1913. Some new Citrons fruits. Am. Breed. Mag. 4. S. 83—95.
- Thompson, H. S.** 1913. Colour of *Papaver hybridum* L. Journ. of Bot. 51. S. 172—173.

- Urbain, J. A.** 1913. Modifications morphologiques et anomalies florales consécutives à la suppression de l'albumen chez quelques plantes. C. R. Acad. Sc., Paris **157**. S. 450—452.
- Vilmorin, P. de.** 1913. Sur une Race de Blé Nain Infixible. Journ. of Genetics **3**. S. 67—76. 1 plate.
- Waterman, H. J.** 1913. Mutation bei *Penicillium glaucum* und *Aspergillus niger*. Ztsch. f. Gärungsphysiologie **3**. S. 1—14.
- Wawilow, N.** 1913. Über den Weizenbastard *Triticum vulgare* Vill. ♀ × *Triticum monococcum* L. ♂. (Russ. u. dtsh.) Bull. angew. Bot. St. Petersburg **6**. S. 1—19.
- Wehmer, C.** 1913. Über Variabilität und Speziesbestimmung bei *Penicillium*. Mycol. Ctbl. **2**. S. 195—203.
- Wein, K.** 1913. *Viola Riviniana* × *stegnina* (*Viola Najadum*) K. Wein nov. hybr. Rep. Spec. nov. **13**. S. 17—18.
- Wein, K.** 1913. *Poa compressa* × *palustris* (*P. Fossae-rusticorum*) K. Wein nov. hybr. Rep. Spec. nov. **13**. S. 19.
- Wein, K.** 1913. *Papaver explicatum* K. Wein, eine neue Form der Hybride *P. Rhoeas* × *dubium*. Rep. Spec. nov. **13**. S. 49—52.
- Wellington, Richard.** 1913. Mendelian Inheritance of Epidermal Characters in the Fruit of *Cucumis Sativus*. Science **38**. S. 61.
- Wichler, G.** 1913. Untersuchungen über den Bastard *Dianthus Armeria* × *Dianthus deltoides*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre **10**. S. 177—232.
- Wolck, P. C. van der.** 1913. Previous researches into some statistics of *Coffea*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre **10**. S. 136—150.
- Wolk, P. C. van der.** 1913. Further researches in the statistics of *Coffea* (2. communication). Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre **11**. S. 118—127.
- Worsley, A.** 1913. Hybrids of *Phyllocactus crenatus* and *Cereus grandiflorus*. Journ. r. hort. Soc. London **39**. S. 95—97.
- Zederbauer, E.** 1913. Versuche über individuelle Auslese bei Waldbäumen. II. *Pinus austriaca*. Ctbl. f. d. ges. Forstwesen, Wien. S. 197—201. 3 Textfig. 2 Tab.
- Zimmermann, W.** 1913. Beschreibung einer riesenhaften Verbänderung von *Lactuca muralis* L. Allg. bot. Ztschr. S. 108.

b) Tiere.

- Ashworth, J. H.** 1913. On some pseudo-hermaphrodite examples of *Daphnia pulex*. Proc. Royal Soc. Edinburgh **33**, No 27. S. 307—316.
- Anderson, W. S.** 1913. The Inheritance of Coat Color in Horses. Amer. Nat. **47**. S. 615—624.
- Bergman, A. M.** 1913. Über Kloakenbildung, atresia ani vestibularis, bei drei Schweinen aus einem Wurf. Zeitschr. f. Fleisch- u. Milchhygiene **23**. S. 373—376, 437—442.
- Blaringhem, L.** 1913. Sur une chemille de Vers à Soie en mosaïque (*Bombyx mori*). C. R. Soc. Biologie, Paris **74**. S. 1291—1294.
- Boerner.** 1913. Pfau-Perlhuhnkreuzung. Wild und Hund **19**. S. 797—798.
- Boetticher, H. v.** 1913. Über den Zusammenhang zwischen Klima und Körpergröße der warmblütigen Tiere. Zool. Anzeiger **41**. S. 572—576.

- Bond, C. S.** Some points of genetic interest in regeneration of the testis after experimental orchectomy in birds. *Journal of Genetics* 3. S. 131—139. 2 plates.
- Bury, J.** 1913. Experimentelle Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur 0° C. auf die Entwicklung der Echinideneier. *Arch. Entw.-mech.* 36. S. 537—594.
- Calkins, G. N. and Gregory, L. H.** 1913. Variations in the Progeny of a single Exconjugant of *Paramecium caudatum*. *Journ. Exp. Zool.* 15. S. 468—524.
- Child, C.** 1913. Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. *Arch. Entw.-mech.* 37. S. 108—157.
- Cole, L. J.** 1913. Sex-Limited Inheritance. *Amer. Breed. Mag.* 4. S. 154—161.
- Curtis, W. P.** 1913. The Coloration Problem, Pt. 2. (Lepidoptera.) *Entomologists Record* 25. S. 97—102.
- Davenport, C. B.** 1913. Heredity of skin-color in Negro-White crosses. Washington, publ. by the Carnegie Instit. 1 vol. 106 S. 4 Taf.
- Doncaster, L.** 1913. On Sex-limited inheritance in Cats, and its bearing on the sex-limited transmission of certain human abnormalities. *Journ. of Genetics* 3. S. 11—24.
- Drzewina, A.** 1913. La parthénogénèse et les questions connexes. *Biologica* 3. S. 225—233.
- Faltz-Fein et Ivanov, El.** 1913. A propos du problème de la télégonie. *C. R. Soc. Biologie, Paris* 74. S. 1029—1031.
- Fröhlich, G.** 1913. Über die Ergebnisse experimenteller Vererbungsstudien beim Schwein. *Journal für Landwirtschaft* Heft 4. S. 217.
- Fryer, J. C. F.** 1913. Preliminary Note on some experiments with a polymorphic Phasmid. *Journal of Genetics* 3. S. 107—111. 1 plate.
- Gini, C.** 1913. The contributions of Demography to Eugenics. London, Knight & Co. 1. S. 1—99.
- Goldschmidt, R.** 1913. Weitere Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. *Münch. med. Wochenschrift.* S. 1688.
- Goodale, H. D., and Morgan, T. H.** Heredity of Tricolor in Guinea Pigs. *Amer. Nat.* 47. S. 321—347.
- Gruber, K.** 1913. Eine Beobachtung zum Sexualitätsproblem der Cladoceren. *Zool. Anzeiger* 42. S. 556—559.
- Haan, B. de.** 1913. Über homogene und heterogene Keimesverschmelzungen bei Echiniden. *Arch. Entw.-mech.* 36. S. 473—536.
- Hadley, P. B.** 1913. The Presence of the Barred Plumage Pattern in the Leghorn Breed of Fowls. *Amer. Nat.* 47. S. 418—428.
- Harms, W.** 1913. Experimentell erzeugte Metaplasien bei *Rana fusca* Rös. *Zool. Anz.* 42. S. 49—55.
- Hatai, S.** 1913. The effect of castration, spaying, or semispaying on the weight of the central nervous system, and of the hypophysis of the albino rat; also the effect of semi-spaying on the remaining ovary. *Journ. Exp. Zool.* 15. S. 257—313.
- Haynes, W.** 1913. Prepotency in Airdale Terriers. *Science* 38. S. 404—405.

- Henchman, Annie P., and Davenport, C. B.** 1913. Clonal Variation in *Pectinatella*. *Amer. Nat.* 47. S. 361—371.
- Herbst, C.** 1913. Die Bastardierung von Eiern mit ruhenden Riesenkernen. *Sitzungsber. Ak. Wiss. Heidelberg. Abt. B, Abh.* 8. S. 1—16.
- Herbst, C.** 1913. Der Einfluß der Behandlung der Geschlechtsprodukte mit Ammoniak auf ihre Fähigkeit, die elterlichen Eigenschaften zu übertragen. *Sitzungsber. Ak. Wiss. Heidelberg. Abt. B, Abh.* 8. S. 17—32.
- Hurst, C. C.** 1913. Breeding experiments with: III. racing pigeons, IV. Dutch rabbits, V. utility poultry, VI. horses. (Notes on the experiments by the director of the Burbage experiment station for applied genetics.) *Hinckley, J. Baxter and sons.* S. 3—8.
- Hurst, C. C.** 1912. Mendelian heredity in man. *Eugenics Review, London.* S. 1—25.
- Hutchinson, R. H.** 1913. Some specific differences among Protozoa with respect to their resistance to heat. *Journ. Exp. Zool.* 15. S. 131—144.
- Jennings, H. S., and Lashley, K. S.** 1913. Biparental inheritance of size in *Paramecium*. *Journ. Exp. Zool.* 15. S. 193—199.
- Kammerer, P.** 1913. Umgebungseinflüsse auf die Hautfarbe. *Umschau* 17. S. 932—936.
- Kopeć, St.** 1913. Nochmals über die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden bei Lepidopteren. (Fühlerregenerationsversuche und Kastration.) *Zool. Anz.* 43. S. 65—74.
- Kuttner, O.** 1913. Über Vererbung und Regeneration angeborener Mißbildungen bei Cladoceren. *Arch. Entw.-mech.* 36. S. 649—670.
- Lillie, R. S.** 1913. The physiology of cell division. Substitution of anesthetics for hypertonic sea water and cyanide in artificial parthenogenesis in starfish eggs. *Journ. Exp. Zool.* 15. S. 23—47.
- Little, C. C.** 1913. „Yellow“ and „Agouti“ Factors in Mice. *Science* 38. S. 205.
- Loeb, J.** 1913. Further experiments on natural death and the prolongation of life in the egg. *Journ. Exp. Zool.* 15. S. 201—208.
- Loeb, J., and Bancroft, F. W.** 1913. Further observations on artificial parthenogenesis in frogs. *Journ. Exp. Zool.* 15. S. 379—382.
- MacMullan, G., and Pearson, K.** 1913. On the Inheritance of the deformity known as Split-foot or Lobster-claw. *Biometrika* 9, pt. 3. S. 381—390. 6 plates.
- Mitchell, C. W.** 1913. Experimentally induced transitions in the morphological characters of *Asplanchna amphora* Hudson, together with remarks on sexual reproduction. *Journ. Exp. Zool.* 15. S. 91—130.
- Mitchell, C. W.** 1913. Sex-determination in *Asplanchna amphora*. *Journ. Exp. Zool.* 15. S. 225—254.
- Moore, A.** 1913. Further experiments in the heterogeneous hybridisation of Echinoderms. *Arch. Entw.-mech.* 37. S. 433—439.
- Morgulis, S.** 1913. The Influence of Protracted and Intermittent Fasting upon Growth. *Amer. Nat.* 47. S. 477—487.
- Newman, H. H.** 1913. Five generations of Congenital stationary Night-blindness in an American family. *Journ. of Genetics* 3. S. 25—38.
- Newman, H. H.** 1913. The Natural History of the Nine-banded Armadillo of Texas. *Amer. Nat.* 47. S. 513—539.

- Newman, H. H.** 1913. Parthenogenetic Cleavage of the Armadillo Ovum. Biol. Bull. 25. S. 52—78.
- Newman, H. H.** 1913. The modes of inheritance of aggregates of Meristic (integral) variates in the polyembryonic offspring of the nine-banded armadillo. Journ. Exp. Zool. 15. S. 145—192.
- Parker, G. H., and Bullard, C.** 1913. On the Size of Litters and the Number of Nipples in Swine. Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences 49. S. 397—426.
- Pearl, R.** 1913. A Contribution towards an Analysis of the Problem of Inbreeding. Amer. Nat. 47. S. 577—614.
- Phillips, J. C.** 1913. Reciprocal Crosses between Reeve's Pheasant and the Common Ringneck Pheasants producing unlike Hybrids. Amer. Nat. 47. S. 701—704.
- Picard, F.** 1913. Sur la parthénogénèse et le déterminisme de la ponte chez la teigne des pommes de terre (*Phtorimea operculella* Zell). C. R. Acad. Sc. Paris 156. S. 1097—1099.
- Riley, K. V., Bell, J., and Pearson, K.** 1913. A study of the nasal bridge in the anthropoid apes and its relationship to the nasal bridge in Man. Biometrika 9, pt. 3. S. 391—445.
- Ruthven, A. G.** 1913. The Variations in the Number of Vertebrae and Ventral Scutes in Two Snakes of the Genus *Regina*. Amer. Nat. 47. S. 625—632.
- Safir, S. R.** 1913. A New Eye Color Mutation in *Drosophila* and its Mode of Inheritance. Biol. Bull. 25. S. 45—51.
- Schrader, Wilhelm.** 1913. Heredity Experiments with *Junonia Coenia*. Bull. Southern Cal. Acad. of Sciences. S. 30—40.
- Schultz, W.** 1913. Bastardierung und Transplantation. II. Parallele von Verpflanzung und Kreuzung. Arch. Entw.-mech. 36. S. 353—386.
- Schultz, W.** 1913. Bastardierung und Transplantation. III. Divergierende Bastarde. Mendeln und Mosaikvererbung bei *Steironothie*. Arch. Entw.-mech. 37. S. 265—277.
- Semon, R.** 1913. Die Fußsohle des Menschen. Eine Studie über die unmittelbare und die erbliche Wirkung der Funktion. Arch. f. mikrosk. Anatomie 82, Abt. II. S. 164—211.
- Shull, A.** 1913. Eine künstliche Erhöhung der Proportion der Männchen-erzeuger bei *Hydatina senta*. Biol. Centralbl. 33. S. 576—577.
- Shull, A. F.** 1913. Inheritance of egg characters and of the sex ratio in *Hydatina senta*. Journ. Exp. Zool. 15. S. 49—89.
- Smith, W. W.** 1913. Color inheritance in swine. Amer. Breed. Mag. 4. S. 113—123. 5 Textfig.
- Standfuss, M.** 1913. Einige Andeutungen bezüglich der Bedeutung sowie über Verlauf und Ursachen der Herausbildung des sexuellen Färbungs-Dimorphismus bei den Lepidopteren. Mitteilungen Schweiz. Entomolog. Gesellschaft 12, Heft 4. S. 99—113.
- Stockard, C. R.** 1913. The Effect on the Offspring of Intoxicating the Male Parent and the Transmission of the Defects to Subsequent Generation. Amer. Nat. 47. S. 641—682.
- Sturtevant, A. H.** 1913. A Third Group of Linked Genes in *Drosophila ampelophila*. Science 37. S. 990—992.

- Tanaka, Y.** 1913. A study of mendelian factors in the silkworm, *Bombyx mori*. Journ. College of Agriculture, Sapporo, Japan 5. S. 91—114.
- Tanaka, Y.** 1913. Gametic coupling and repulsion in silkworms. Journ. College of Agriculture, Sapporo, Japan 5. S. 115—148.
- Toldt, K. jun.** 1913. Über Hautzeichnung bei dichtbehaarten Säugetieren, insbes. bei Primaten. Zool. Jahrb. 35. S. 271—350. 4 Taf. 3 Textfig.
- Toyama, K., und Mori, S.** 1913. On the zygotic constitution of dominant and rezessive whites in the silk-worm *Bombyx mori* L. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre 10. S. 233—241.
- Vilmorin, Ph. de.** 1913. Sur les caractères héréditaires des chiens anoures et brachyures. C. R. Acad. Sc., Paris 157. S. 1086—1089.
- Wagner, G.** 1913. On a Peculiar Monstrosity in a Frog. Biol. Bull. 25. S. 313—317.
- Walther, A. R.** 1913. Die Vererbung unpigmentierter Haare (Schimmelung) und Hautstellen (Abzeichen) bei Rind und Pferd als Beispiele transgressiv fluktuierender Faktoren. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre 10. S. 1—48. 1 Taf. 26 Tabellen.
- Walther, A.** 1913. Die Umwelt des Keimplasmas. V. Das Eindringen des Magnesium in das Blut der Süßwasserkrabbe. (*Telphusa fluviatilis* Belon.) Arch. Entw.-mech. 36. S. 262—286.
- Wentworth, E. N.** 1913. Color in shorthorn cattle. Am. Breed. Mag. 4. S. 202—208.
- Wentworth, E. N.** 1913. Color inheritance in the horse. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre 11. S. 10—17.
- Wentworth, E. N.** 1913. The Segregation of Fecundity factors in *Drosophila*. Journal of Genetics 3. S. 113—120.
- Wheeler, R.** 1913. Feeding Experiments with Mice. Journ. Exp. Zool. 15. S. 209—223.
- Whiting, P. W.** 1913. Viability and Coupling in *Drosophila*. Amer. Nat. 47. S. 508—511.
- Whitney, D. D.** 1913. An Explanation of the Non-Production of Fertilized Eggs by Adult Male-Producing Females in a Species of *Asplanchna*. Biol. Bull. 25. S. 318—321.
- Wilson, James.** 1913. Inter-alternative as opposed to coupled Mendelian Factors: A Solution of the agouti-black Colour in Rabbits. Scientific Proceedings R. Dublin Soc. 13 (N. S.). S. 589—599.
- Woodruff, L. L.** 1913. The Effect of Excretion Products of Infusoria on the Same and on Different Species with Special Reference to the Protozoon Sequence in Infusions. Journal of Experimental Zoology 14, No. 4. S. 575—582.

III. Arbeiten über Abstammungslehre, ausgehend von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, Physiologie (Serologie) und Entwicklungsgeschichte, der Tier- und Pflanzengeographie.

a) Pflanzen.

- Bartlett, H. H.** 1913. Systematic studies on *Oenothera* II. The delimitation of *Oenothera biennis* L. Rhodora 15. S. 48—53. 2 Taf.

- Beau, M. C.** 1913. Sur les rapports entre la tubérisation et l'infestation des racines par des champignons endophytes au cours du développement du *Spiranthes autumnalis*. C. R. Acad. Sc., Paris 157. S. 512—516.
- Beauverie, J.** 1913. Fréquence des germes de rouille à l'intérieur des semences de Graminées. C. R. Acad. Sc., Paris 157. S. 787—790.
- Correvon, H.** 1913. Les plantes des montagnes et des rochers. Leur acclimatation. Paris: Doin. 512 S. 19 Fig. in-16.
- Dangeard, P. A.** 1913. Observations sur la structure des plantules chez les Phanérogames dans les rapports avec l'évolution vasculaire. Bull. Soc. bot. de France 60. S. 73—80.
- Glück, H.** 1913. Gattungsbastarde innerhalb der Familie der Alismaceen. Beitr. bot. Centbl. 30. S. 124—137.
- Heckel, E.** 1913. Sur les origines de la pomme de terre cultivée et sur les mutations gemmaires culturales des *Solanum tubérifères* sauvages. Paris. 4^o 8 Taf.
- Himmelbaur, W.** 1913. Die Berberidaceen und ihre Stellung im System. Eine philogenetische Studie. Denkschr. d. Math.-nat. Klasse Ks. Ak. d. Wiss. Wien 89. S. 1—63. 4 Taf. 22 Textfig.
- Jones, W. N.** 1913. The formation of the anthocyan pigments of plants. V. The chromogens of white flowers. Proc. Roy. Soc. London B 86. S. 318—323.
- Keeble, F., Armstrong, E. F., and Jones, W. N.** 1913. The Formation of the Anthocyan Pigments of Plants. Part IV. The Chromogens. Proc. Royal Society London B 86. S. 308—317.
- Keeble, F., Armstrong, E. F., and Jones, W. N.** 1913. The Formation of Anthocyan Pigments of Plants. Part VI. Proc. Royal Society London B 87. S. 113—131.
- Lebard, P.** 1913. Remarques sur les affinités des principaux genres du groupe des Liguliflores. C. R. Acad. Sci., Paris 157. S. 492—495.
- Magnus, W.** 1913. Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buche. Biol. Centralblatt 33. S. 309—337.
- Magrou, L.** 1913. Le rôle des microbes dans la vie végétale. Maladie et Symbiose. Biologica, Paris 3. S. 257—266.
- Maranne, J.** 1913. Les *Erophila* D. C. Bull. Soc. bot. de France 60. S. 345, 379, 422.
- Moreau, M. et M^{me} F.** 1913. Sur l'action des différentes radiations lumineuses sur la formation des conidies du *Botrytis cinerea* Pers. Bull. Soc. bot. France 60. S. 80—83.
- Monchicourt, Ch.** 1913. La région du Haut Tell en Tunisie. Paris: Colin. 504 S. 14 Karten. 12 Taf.
- Nilsson-Ehle, H.** 1913. Einige Beobachtungen über erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft bei den Getreidearten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre 9. S. 289—300.
- Picado, C.** 1913. Les Broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. Bull. Scient. France et Belgique 47. S. 215—360. 18 Taf.
- Pinoy, E.** 1913. Sur la nécessité d'une association bactérienne pour le développement d'une Myxobactérie, *chondromyces crocatus*. C. R. Acad. Sc. Paris 157. S. 77.

- Reid, C.** 1913. The relation of the present plant population of the British Isles to the Glacial Period. *Journ. of Ecol.* 1. S. 42—46.
- Schüepp, O.** 1913. Variationsstatistische Untersuchungen an *Aconitum Napellus*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 10. S. 242—268.
- Schulz, A.** 1913. Abstammung und Heimat des Saathafers. *Zeitschrift für das gesamte Getreidewesen* No. 5. S. 139.
- Sierp, H.** 1913. Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellgröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. *Jhrb. f. wiss. Bot.* 53. S. 55—125.
- Sorre, M.** 1913. Les pyrénées méditerranéennes. *Étude de géographie biologique*. Paris: A. Colin. 508 S. 11 Taf. 1 Karte.
- Wheldale, W., and Bassett, H. L.** 1913. The Flower Pigments of *Antirrhinum majus*. I. Method of Preparation; II. The Pale Yellow or Ivory Pigment. *Biochemical Journal* 7. S. 87—91 and 441—444.
- White, O. E.** 1913. The bearing of teratological development in *Nicotiana* on theories of heredity. *Am. Nat.* S. 206—228.
- Wildeman, E. de.** 1913. Documents pour l'étude de la géobotanique Congolaise. Paris: Challamel. 66 Taf. in-8.

b) Tiere.

- Aggazzotti, A.** 1913. Influenza dell'aria rarefatta sull'ontogenesi I. *Arch. Entw.-mech.* 36. S. 633—648.
- Aggazzotti, A.** 1913. Influenza dell'aria rarefatta sull'ontogenesi II. *Arch. Entw.-mech.* 37. S. 1—28.
- Anthony, R.** 1913. Étude expérimentale des facteurs déterminant la morphologie crânienne des Mammifères dépourvus de dents. *C. R. Acad. Sc., Paris* 157. S. 649—650.
- Alexeieff, A.** 1913. Recherches sur les Sarcosporidies. (Étude morphologique.) *Archives de Zoologie Experimentale et Générale* 51. S. 521—568.
- Boldyrew, B.** 1913. Die Begattung und der Spermatophorenbau bei der Maulwurfsgrille. *Zool. Anz.* 32. S. 592—605.
- Bouvier, E. L.** 1913. Observations nouvelles sur le développement larvaire de la Langouste commune (*Palinurus vulgaris* Latr.) *C. R. Acad. Sc., Paris* 157. S. 457.
- Bluntschli, H.** 1913. Die fossilen Affen Patagoniens und der Ursprung der platyrrhinen Affen. *Verh. anat. Ges.* 27. S. 33—43.
- Böltz, W.** 1913. Gesichtspunkte beim Studium des Exterieurs wachsender Pferde mit kritischer Berücksichtigung der Arbeit von Schöttler. *Deutsche Landw. Presse* 85. S. 1015—1016; 86. S. 1026—1027.
- Caullery, M.** 1913. La distribution géographique des organismes dans ses rapports avec l'évolution. *Revue Scient.* 2. S. 769—779.
- Copeé, St.** 1913. Untersuchungen über die Regeneration von Larvalorganen und Imaginalscheiben bei Schmetterlingen. *Arch. Entw.-mech.* 37. S. 440—472.
- Danton.** 1913. La fécondité de l'*Ostrea edulis*. *C. R. Ac. Sc., Paris* 157. S. 871—873.
- Dietrich, W.** 1913. Zur Stammesgeschichte des afrikanischen Elefanten. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 10. S. 49—73.

- Geyer, K.** 1913. Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhaemolymph und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung. *Zeitschr. wiss. Zool.* **105**. S. 349—499.
- Gley, E.** 1913. La notion de sécrétion interne. Les origines et son développement. *Revue Scient.*, Paris **2**. S. 645—653.
- Goodrich, E. S.** 1913. Metameric Segmentation and Homology. *Quant. Journ. Microscop. Science* **59**, Pt. 2. S. 227—248. 2 plates.
- Gross, J.** 1913. Was sind Artmerkmale? *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre* **10**. S. 154—158.
- Jollos, V.** 1913. Über die Bedeutung der Konjugation bei Infusorien. *Arch. Protistenkunde* **30**. S. 328—334.
- Kaufmann, L.** 1913. Über die Degenerationerscheinungen während der intrauterinen Entwicklung bei *Salamandra maculosa*. *Arch. Entw.-mech.* **37**. S. 37—84.
- Keilin, D. et Baume Pluvinel, G. de la.** 1913. Formes larvaires d'un Cynipide entomophage (*Eucoila Keilini*). *Bull. Scient. France et Belgique* **47**. S. 88—104. 2 Taf.
- Keilin, D. et Picado, C.** 1913. Evolution des formes larvaires du *Diachasma Crawfordi*, Braconide parasite d'une Mouche des fruits. *Bull. Sci. France et Belgique* **47**. S. 203—214. 1 Taf.
- Kühn, A.** 1913. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. *Ergebn. Fortschr. Zool.* **4**. S. 1—284.
- Mackenzie Davidson, J.** 1913. Les effets biologiques du Radium et des divers Rayonnements. *Revue Scient.* **2**. S. 353—362. in-4°.
- Nusbaum, J., und Oxner, M.** 1913. Die Diovogonie oder die Entwicklung eines Embryos aus 2 Eiern bei der Nemertine *Lineus ruber* Müller. *Arch. Entw.-mech.* **36**. S. 342—352.
- Payne, F.** 1913. A study of the effect of radium upon the eggs of *Ascaris megalocephala univalens*. *Arch. Entw.-mech.* **36**. S. 287—293.
- Piéron, H.** 1913. Le mécanisme de l'adaptation chromatique et la livrée nocturne de *Idotea tricuspidata* Desm. *C. R. Acad. Sc.*, Paris **157**. S. 951.
- Przibram, H.** 1913. Die Kammerprogression der Foraminiferen als Parallele zur Häutungsprogression der Mantiden. *Arch. Entw.-mech.* **36**. S. 194—210.
- Robertson, T.** 1913. On the nature of Oöcytin, the fertilising and cytolytic substance in Mammalian blood-sera. *Arch. Entw.-mech.* **37**. S. 29—36.
- Roubaud, E.** 1913. Recherches sur les Auchméromyces, Calliphorines à larves suceuses de sang. *Bull. Scient. France et Belgique* **47**. S. 105—202. 2 Taf.
- Schadauer, Fr.** 1913. Zur Unterscheidung des Büffelfleisches vom Rindfleisch durch das biologische Eiweiß-Differenzierungsverfahren. *Zeitschr. f. Fleisch- und Milchhygiene* **23**. S. 409—416.
- Smolian, K.** 1913. Über die Variabilität des braunen Bärenspinners (*Arctia caja* L.) und die Beziehungen desselben zu den ihm nächstverwandten Arctiiden — gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenztheorie. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* **50**. S. 411—599.

- Taylor, J. W.** 1913. Dominancy in Nature, and its correlation with Evolution, Phylogeny, and Geographical Distribution. Yorkshire Naturalists' Union. 40 S. (Pamphlet.)
- Todd, C.** On the recognition of the individual by haemolytic methods. *Journal of Genetics* 3. S. 113—120.
- Toldt, K., jun.** 1913. Über die äußere Körpergestalt eines Fetus von *Elephas maximus*. *Denkschr. math. nat. Kl. Ks. Ak. d. Wiss. Wien.* S. 1—42. 5 Taf.
- Vaney, Cl.** 1913. Adaptation des Gastropodes au parasitisme. *Bull. Scient. France et Belgique* 47. S. 1—88. 65 Fig.
- Wassjutotschkin, A.** 1913. Über eine seltene Anomalie der Testikel sowie über 2 andere Mißbildungen. *Anat. Anz.* 44. S. 186—190.
- Weigl, R.** 1913. Über homöoplastische und heteroplastische Hauttransplantation bei Amphibien mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. *Arch. Entw.-mech.* 36. S. 595—625.
- Weißenberg, R.** 1913. Beiträge zur Kenntnis des Zeugungskreises der Microsporidien *Glugea anomala* Monier und hertwigi Weißenberg. *Archiv f. mikroskopische Anatomie* 82, Abt. II. S. 81—103.
- Yoshida, S.** 1913. Morphologische und physiologische Bedeutung der sogenannten Kastanie an den Gliedmaßen der Equiden. *Arch. f. wissenschaftl. u. praktische Tierheilkunde* 39. S. 525—552.

IV. Arbeiten über die cytologische Basis der Vererbungserscheinungen.

a) Pflanzen.

- Dop, F.** 1913. Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperme des *Buddleia*. *Bull. Soc. Bot. France* 60. S. 9, 45 u. 92. Taf. 1.
- Gard, M.** 1913. Les éléments sexuels des hybrides de la Vigne. *C. R. Acad. Sc., Paris* 157. S. 226—228.
- Guilliermond, A.** 1913. Sur le rôle du Chondriome dans l'élaboration des produits de réserves des Champignons. *C. R. Ac. des Sc., Paris* 157. S. 63—65.
- Hus, H.** 1913. The Character of the Endosperm of Sugar Cane. *Science* 37. S. 940—941.
- Merriman, M. L.** 1913. Nuclear Division in *Spirogyra crassa*. *Bot. Gaz.* 56. S. 319—330.
- Moreau, F.** 1913. Les Karyogamies multiples de la zygospore du *Rhizopus nigricans*. *Bull. Soc. bot. de France* 60. S. 121—123.
- Moreau, M^{me} F.** 1913. Les corpuscules métachromatiques chez les Algues. *Bull. Soc. bot. de France* 60. S. 123—126.
- Moreau, M^{me} F.** 1913. Les phénomènes de la Karyokinèse chez les Urédinées. *Bull. Soc. bot. de France* 60. S. 138—141.
- Mottier, D. M., and Nathnagel, M.** 1913. The development and behavior of the chromosomes in the first or heterotypic Mitosis of the pollen Mother-cells of *Allium cernuum* Rath. *Bull. Torrey Bot. Club* 40. S. 555—565.

- Osawa, J.** 1913. On the development of the pollen-grain and embryo-sac of *Daphne*, with special reference to the sterility of *Daphne odora*. Journ. of the College of Agric. Tokyo 4. S. 237—264. Taf. 25—27. 3 Textfig.
- Pace, L.** 1913. Apogamy in *Atamosco*. Bot. Gaz. 56. S. 376—394. 2 Taf.
- Picard, M.** 1913. A bibliography of works on Meiosis and somatic mitosis in the Angiosperms. Bull. Torrey Bot. Club 40. S. 575—590.
- Renner, O.** 1913. Über die angebliche Merogonie der *Oenothera*-bastarde. (Vorl. Mitt.) Ber. d. dtsh. bot. Ges. 31. S. 334—335.
- Samuelsson, G.** 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Svensk Botan. Tidskrift 7. S. 97—188.
- Sapëhin, A. A.** 1913. Ein Beweis der Individualität der Plastide. (3. vorl. Mitt.) Ber. d. dtsh. bot. Ges. 31. S. 321—324. Taf. 14.
- Sapëhin, A. A.** 1913. Untersuchungen über die Individualität der Plastide. Odessa. 1 Bd. 133 S. 17 Taf.
- Yamanouchi, S.** 1913. The Life History of *Zanardinia*. Bot. Gaz. 56. S. 1—35.
- York, H. H.** 1913. The Origin and Development of the Embryo Sac and Embryo of *Dendrophthora opuntioides* and *D. gracile* I. Bot. Gaz. 56. S. 89—111. II. ibid. S. 200—216.

b) Tiere.

- Armbruster, L.** 1913. Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta* Latr.). Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage und zum Reduktionsproblem. Arch. Zellforsch. 11. S. 243—326.
- Baltzer, F.** 1913. Über die Chromosomen der *Tachea* (*Helix*) *hortensis*, *T. austriaca* und die sogenannten einseitigen Bastarde *T. hortensis* \times *T. austriaca*. Arch. Zellforsch. 11. S. 151—168.
- Baltzer, F.** 1913. Über die Herkunft der Idiochromosomen bei Seeigeln. Sitzungsber. physik.-med. Ges. Würzburg. S. 1—5.
- Bridges, C. B.** 1913. Non-disjunction of the sex chromosomes of *Drosophila*. Journ. Exper. Zool. 15. S. 587—606.
- Calkins, G. N.** 1913. Further Light on the Conjugation of *Paramecium*. Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine. S. 65—67.
- Chambers, R. Jr.** 1913. The Spermatogenesis of a Daphnid, *Simacephalus vetulus*. Biol. Bull. 25. S. 134—140.
- Doncaster, L.** 1913. On an inherited tendency to produce purely female families in *Abraxas grossulariata*, and its relation to an abnormal chromosome number. Journ. of Genetics 3. S. 1—10.
- Faust, E. C.** 1913. Size Dimorphism in Adult Spermatozoa of *Anasa tristis*. Biol. Bull. 25. S. 287—303.
- Firket, J.** 1913. Recherches sur les gonocytes primaires (Urgeschlechtszellen) pendant la période d'indifférence sexuelle et le développement de l'ovaire chez le poulet. Anat. Anz. 44. S. 166—175.
- Gelei, J.** 1913. Über die Oogenese von *Dendrocoelum lacteum*. Arch. Zellforsch. 11. S. 1—150. Taf. 4—5.

- Hertwig, G. u. P.** 1913. Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. Arch. f. mikr. Anatomie 83 Abt. II. S. 267—306. 2 Taf. 6 Textf.
- Kühtz, K.** 1913. Über die Spermio- und Oogenese der Sclerostomum-Arten des Pferdes unter besonderer Berücksichtigung der Heterochromosomenforschung. Diss. Berlin. 42 Seiten.
- Loeb, J.** 1913. Die Ursache der spontanen Furchung beim unbefruchteten Seeigellei. Arch. Entw.-mech. 36. S. 626—632.
- Nachtsheim, H.** 1913. Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Arch. Zellforschung 11. S. 169—241. Taf. 7—10. 6 Textfig.
- Nusbaum, J.** 1913. Zur Kenntnis des Verhaltens des Kernkörperchens und dessen Derivate bei der Oogenese einiger Tiefseeknochenfische. Anat. Anz. 43. S. 582—598.
- Ohly, Chr.** 1913. Die Individualität der Chromosomen. Deutsche landw. Tierzucht 25. S. 293—295; 26. S. 305—307.
- Oppermann, K.** 1913. Die Entwicklung von Forelleneiern nach Befruchtung mit radiumbestrahlten Samenfäden. Diss. Berlin und Arch. f. mikr. Anat. 83 Abt. II. 49 S.
- Retzius, G.** 1913. Über die Spermien des Gorilla. Anat. Anz. 43. S. 577—582.
- Schaxel, J.** 1913. Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge II. Zool. Jahrb. 35, Abt. f. Anat. S. 528—562. 3 Taf. 10 Textfig.
- Schellenberg, A.** 1913. Das accessorische Chromosom in den Samenzellen der Locustide *Diestrammena marmorata* de Hahn. Arch. f. Zellforschung 11. S. 399—514. 2 Taf.
- Schultz, W.** 1913. Vorschläge zum Studium der somatischen Vererbung, der Bastardunfruchtbarkeit und der plastogenen Insertion mit Hilfe der Keimzellenforschung. Arch. Entw.-mech. 37. S. 285—317.
- Smith, G., and Haig Thomas, Mrs.** 1913. On Sterile and Hybrid Pheasants Journ. of Genetics 3, No. 1. S. 39—52. 1 plate.
- Toyama, K., and Mori, S.** 1913. On the zygotic constitution of dominant and recessive whites in the silk-worm, *Bombyx mori*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre 10. S. 233—241.
- Wodsdalek, J. E.** 1913. Accessory Chromosomes in the Pig. Science 38. S. 30—31.
- Wodsdalek, J. E.** 1913. Spermatogenesis of the Pig with Special Reference to the Accessory Chromosomes. Biol. Bull. 25. S. 8—44.
- Woodruff, L. L.** 1913. Cell size, nuclear size and nucleo-cytoplasmic relation during the life of a pedigreed race of *Oxytricha fallax*. Journ. Exp. Zool. 15. S. 1—22.

V. Angewandte Vererbungslehre in Züchtung, Soziologie und Medizin.

a) Pflanzen.

- Barbey, A.** 1913. Traité d'Entomologie forestière. Paris, Berger-Levrault. 640 S. 350 Fig. 8 Taf. in-8°.

- Bernard, Ch., and Leersum, P. van.** 1913. Over de selectie der Theeplanten II. Nadere gegevens omtrent het verenten. Mededeelingen van het Proefstation voor Thee No. 26. S. 1—15.
- Blaringhem, L.** 1913. Les progrès de la sélection des semences de Céréales en France. Bull. Rens. Agr. et Malad. des Plantes. Inst. Agricult Rome. 11 S.
- Blaringhem, L.** 1913. Méthodes pratiques de sélection et lignées pures. Rapport. Congrès int. Agr. Gand. 2, 4. 10 S.
- Billiard, R.** 1913. La Vigne dans l'antiquité. Lyon: Lardanchet. 200 Fig. 16 Taf. in-8°.
- Brasil, L.** 1913. Les Oiseaux d'eau, de rivage et de marais. Paris: Baillière. 141 Fig. in-8°.
- Costantin, J.** 1913. Atlas des Orchidées cultivées. Paris: Orlhac. 80 S. 30 Taf. in-4°.
- Cramer, P. J. S.** 1913. Gegevens over de variabiliteit van de in Ned. Indië verboude Koffie (*Coffea*) soorten. Mededeelingen van het Departm. van Landbouwen No. 11. S. 1—696.
- Djakonow.** 1913. Über die Züchtung von *Linum usitatissimum* L. auf Fasergehalt. (Russ.) Bull. für angew. Botanik, Petersburg.
- Dubard, M.** 1913. Botanique coloniale appliquée. Paris: Challamel. in-8°.
- Emerson, R. A.** 1912. Getting rid of abnormalities in corn. Proc. Am. Breed. Association 7. S. 400—404.
- Fraser, S.** 1913. Planting Fruit Trees from Strains of Known Worth. Transactions Mass. Hort. Soc. S. 23—56.
- Fruwirth.** 1913. Zur Technik der Graszüchtung. Beit. z. Pflzucht 3. S. 99—133.
- Hall, C. J. J. van.** 1913. Eerste verslag van de Cacao-selectie. Mededeelingen van het Proefstation Midden-Java No. 10. S. 1—45.
- Hayes, H. K.** 1913. Tobacco breeding in Connecticut. Connecticut Agr. Exp. Station Bull. 176. S. 1—68. 12 Taf.
- Heckel, Ed. et Verne, Cl.** 1913. Sur les mutations gemmaires culturelles de *Solanum immite* Dunal, de *S. Jamesii* Torr. et *S. tuberosum* Z. C. R. Acad. Sc., Paris 157. S. 484.
- Heckel, E.** 1913. Les mutations gemmaires culturelles des *Solanum* tubérifères. Leurs modalités dans diverses espèces et leur interprétation. Revue Scient. 2. S. 577—582. in-4°.
- Heckel, E.** 1913. Les plantes utiles de la Nouvelle-Calédonie. Paris: Challamel. 38 Taf. in-8°.
- Holdeffleiß, P.** 1913. Über Züchtungs- und Vererbungsfragen bei Rotklee. Kühn Arch. S. 81—115.
- Honing, J. A.** 1913. Hoe moet men trachten een tabaksras te verkrijgen, dat immuun is tegen slijmziekte. Med. Deli Proefstat. 8. S. 12—21.
- Hurst, C. C.** 1913. The application of Genetics to Orchid breeding. Journ. Royal Horticultural Society, London 38. S. 412—429. 3 Taf.
- Lindhard, E.** 1913. Planteforaedling ved Tystofte. Tidskr. for Landbrugets Planteavl 20. S. 1—23. 5 Textfig.
- Marchal, P.** 1913. L'acclimatation du *Novius cardinalis* en France. C. R. Ac. Sc. Paris 157. S. 561.

- Marre, E. et Toulouse, C.** 1913. L'amandier. Paris: Baillière. 55 Fig. in-8°.
- Mazières, A. de.** 1913. La culture de l'Olivier. Paris: Baillière. 30 Fig. in-12.
- Nilsson-Ehle, H.** 1913. Über die Winterweizenarbeiten in Svalöf in den Jahren 1900—1912. *Beit. z. Pflzucht* 1. S. 62—89.
- Nilsson-Ehle, H.** 1913. Ärtflighetsforskningens viktigare nyare resultat och deras betydelse för växtförädlingen (Forts.). *Sveriges Utsädesför. Tidskrift* 23. S. 118—128.
- Oetken, W.** 1913. Neue Winterweizenzüchtungen der Saatzuchtwirtschaft Fr. Strube, Schlanstedt. *Deutsche landw. Presse* Nr. 89. S. 1059.
- Pickett, B. S.** 1913. Factors Influencing the Formation of Fruit Buds in Apple Trees. *Transactions Mass. Hort. Soc. Part. I.* S. 57—72.
- Regel, R.** 1913. Die Pflanzenzüchtung von wissenschaftlichem Standpunkt (russ. u. deutsch). *Bull. f. angew. Bot.* 6. S. 425—623. Taf. 88—96.
- Rolfs, P. H.** Culture, Fertilization and Frost Protection of Citrus Groves in the Gulf States. *U. S. Dept. Agr. Farmers' Bull.* 542.
- Rosen, F.** 1913. Die Entstehung elementarer Arten aus Hybridisation ohne Mendelsche Spaltung. *Beit. z. Pflzucht* 1. S. 89—99.
- Rümker, K. v.** 1913. Über Roggenzüchtung. *Beit. z. Pflzucht* 1. S. 8—32.
- Rümker, K. v., u. Leidner, R.** 1913. Experimentelles über die Befruchtung des Rapses. *Zeitschr. f. Pflzüchtung* 1. S. 323—327.
- Sahli, G.** 1913. Die Empfänglichkeit von Pomaceen Bastarden und Chimären für Gymnosporangien. (Vorl. Mitt.) *Mykol. Ctbl.* 3. S. 10—11.
- Saillard, E.** 1913. Betterave et Sucrerie de betteraves. Paris: Baillière. 618 S. in-12.
- Schliephake, E.** 1913. Künstliche Gerstenkreuzungen. *Illustr. landw. Zeitung* Nr. 91. S. 825.
- Schneider, E.** 1913. Untersuchungen über eine luxurierende Gerstenform. *Zeitschr. f. Pflzüchtung* 1. S. 301—322.
- Servit, M.** 1913. Die züchterische Bearbeitung des Wechselweizens. *Monatsh. f. Landw.* S. 173—183.
- Tschermak, E. v.** 1913. Über seltene Getreidebastarde. *Beit. z. Pflzucht* 1. S. 49—62.
- Witte, H.** 1913. Rödklöfverförsöken på Svalöf under åren 1907—1912. (With an English Summary.) *Sveriges Utsädesför. Tidskrift* 23. S. 91—117.
- Zolla, D.** 1913. L'agriculture moderne. Paris: Flammarion. 300 S. in-12.

b) Tiere.

- Anonymus.** 1913. Vererbung. Ein Beitrag zur Mendellehre. *Hundesport und Jagd* 28. S. 699—701, 743—746.
- Apert, E.** 1913. Les problèmes de l'hérédité (en médecine). *Revue Scient.* 2. S. 38—48.
- Bertholon, R.** 1913. Recherches anthropologiques dans la Berberie orientale, Tripolitaine, Tunisie, Algérie. Lyon: Rey. 2 Bd. 662 S. 68 Taf. in folio.
- Bouvier, E. L.** 1913. Coccinelles contre Cochenilles. *Revue Scient., Paris* 2. S. 673—677.

- Effertz, O.** 1913. La loi de la malignité du Paludisme chez les différentes races, chez leurs Métèques et dans les différentes époques de l'Histoire. *Revue Scient.* 2. S. 590—592.
- Fehrs, G.** 1913. Eine holsteinische Hengstlinie. *Deutsche Landw. Tierzucht* Nr. 24. S. 281.
- Frantzen, C.** 1913. Kaltblutzucht und Leistungsprüfung. *Landw. Presse* Nr. 73. S. 865.
- Graffigny, H. de.** 1913. L'élevage et la pêche de la truite et autres poissons d'eau douce. Paris: E. Monroty. 55 Fig. in-12.
- Henseler, H.** 1913. Untersuchungen über den Einfluß der Ernährung auf die morphologische und physiologische Gestaltung des Tierkörpers I. Habilitationsschrift Halle. S. 1—119. 3 Taf. 7 Textfig.
- Hink, A.** 1913. Biologische Analekten. Die Hörner des Watussi-Rindes. *D. Tierärztl. W.Schr.* 21. S. 669—670.
- Kanngiesser.** 1913. Über Inzucht und Verwandtschaftszucht. *Berliner Tierärztl. W.Schrift* 29. S. 67—68.
- Kiesel.** 1913. Über Mendelsche Vererbung beim Rind. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 10. S. 269—275.
- Krause, C.** 1913. Richtige Auswahl und Behandlung der Zuchthähne. *Deutsche landw. Presse* Nr. 65. S. 781.
- Lindsay, J. A.** 1913. The influence of Disease upon Racial Efficiency and Survival. *Eugenics Review* 5. S. 101—113.
- Lundborg, H.** 1913. Modern ärftlighetsforskning och rashygien samt deras betydelse för Kulturstaterna. *Pop. Naturv. Revy* 3. S. 57—68.
- Marie, A. et Mac Auliffe.** 1913. Étude anthropométrique de 200 Malgaches. *C. R. Ac. des Sc. Paris* 157. S. 65—66.
- Ménégaux, A.** 1913. L'élevage de l'autruche. Paris: Challamel. in-8° avec figures.
- Motloch, R.** 1913. Pferdezucht und Mendelismus. *Deutsche landw. Tierzucht* 32. S. 377—380; 33. S. 389—391.
- Pearl, R.** 1913. The Biology of Poultry Keeping. *Maine Agr. Exp. Sta. Bull.* 214. S. 101—120.
- Pittard, E.** 1913. Analyse comparative de quelques grandeurs de corps chez les Tatars des deux sexes. *C. R. Ac. Sc., Paris* 157. S. 498—501.
- Rommel, G. M.** 1913. The Grevy Zebra as a Domestic Animal. *Amer. Breeders Mag.* 4. S. 129—139.
- Walther, A.** 1913. Die Vererbung unpigmentierter Haare („Schimmelung“) u. Hautstellen („Abzeichen“) bei Rind u. Pferd als Beispiele transgressiver fluktuierender Faktoren. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 10. S. 1—48.

c) Mensch.

- Davenport, C. B.** 1912. Heredity in nervous disease and its social bearings. *Journ. Amer. Med. Assoc.* 59. S. 2141—2142.
- Davenport, C. B.** 1912. Importance of Heredity to the State. *Quarterly repr. Minnesota Educ. Philanthr., Corr. and Penal Instit.* 12. S. 23—51.
- Davenport, C. B.** 1913. State laws limiting marriage selection, examined in the light of Eugenics. *Eugenics Rec. Off. Bull.* No. 9. 66 S. 4 Taf. 2 Textf.

- Davenport, C. B.** 1913. Heredity, Culpability, Praiseworthiness, Punishment and Reward. *Pop. Sci. Mon.* 83. S. 33—39.
- Fischer, E.** 1913. Das Problem der Rassenkreuzung beim Menschen. *Die Naturwissenschaften* 1. S. 1007—1009.
- Greenwood, M., and Brown, J. W.** 1913. A second study of the weight, variability and correlation of the human viscera. *Biometrika* 9, pt. 3. S. 473—485.
- Hargitt, Chas. W.** 1913. A Problem in Educational Eugenics. *Pop. Sci. Mon.* 83. S. 355—367.
- Holt, W. L.** 1913. Economic Factors in Eugenics. *Pop. Sci. Mon.* 83. S. 471—483.
- Jordan, D. S.** 1913. The Eugenics of War. *Amer. Breeders Mag.* 4. S. 140—147.
- Laughlin, H. H.** 1913. Eugenics Record Office at the end of twentyseven months work. *Eug. Rec. Off. Cold Spring Harbor. Report* 1. S. 1—28.
- Macdonell, W. R.** 1913. On the expectation of life in Ancient Rome, and in the Provinces of Hispania and Lusitania and Africa. *Biometrika* 9, pt. 3. S. 366—380.
- Paton, S.** 1913. The Correlation and Function in the Development of the Nervous System. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 52. S. 488—494.
- Reich, F.** 1913. Ein Fall von erblicher Disposition für Magengeschwüre. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre* 10. S. 276—277.
- Schuster, E.** 1913. Eugenics. London, Collins ("The Nation's Library" Series). 1 vol. 264 S. 8^v°
- Sonza, D. H. de.** The Measurements of the Pelvis with special reference to obstetric prediction. *Biometrika* 9, 3. S. 486—529.
- Stannus, H. S.** 1913. Anomalies of pigmentation among natives of Nyasaland: a contribution to the study of Albinism. *Biometrika* 9. S. 333—365 (9 plates and pedigrees).
- Vogt, R.** Racehygiene. *Naturen*, 37. Jahrg. S. 65—80.
- Ward, R. de C.** 1913. Eugenic Immigration. *Am. Breed. Mag.* 4. S. 96—102.
- Weinberg, W.** 1913. Über die Fahlbecksche Depression der Knabenproportion bei im Mannesstamm aussterbenden und überlebenden Geschlechtern. *Arch. Rass.-Ges.-Biol.* 10. S. 37—40.
- Weinberg, W.** 1913. Zur Frage der Messung der Fruchtbarkeit. *Arch. Rass.-Ges.-Biol.* 10. S. 162—165.

Paläontologische Literatur.

1. Allgemeines.

- Brehm, V.** Der Einfluß glazialer und postglazialer Verhältnisse auf die niedere Tierwelt Mitteleuropas. *Deutsche Rundschau für Geographie u. Statistik.* 1911. S. 359ff.
- Buekers, P. G.** Die Abstammungslehre. Eine gemeinverständliche Darstellung und kritische Übersicht der verschiedenen Theorien. 8°. 350 S. zahlr. Abb. Leipzig 1913.

- Collot, M. L.** Coloration des coquilles fossiles. Cas nouveaux.
- Durand, M. I.** Sur des coquilles fossiles en inclusion dans des cristaux de gypse limpide de l'Oligocène de Narbonne. Comptes rendus Acad. Sc. Paris 1913.
- Gadow, H.** The wanderings of animals. Cambridge Man. Sc. and Lit. 1913. 150 S.
- Jaekel, O.** Wege und Ziele der Paläontologie. Pal. Zeitschrift 1 1913. S. 1—57.
- Kiernik, E.** Über die Aufgaben und Probleme der Paläozoologie. Kosmos Lemberg 38 1913.
- Matthew, W. D.** Certain theoretical considerations affecting phylogeny and correlation. Bull. geol. soc. America. 24 1913. S. 283—292.
- Niceforo, A.** La misura della vita. Riv. di Anthropologia 17 1912. S. 443—499.
- Pauly, A.** Über die Wirkung des Gebrauchs auf die Organe. Freie Bayr. Schulzeitung Nr. 15/16. Würzburg 1913.
- Über den Bereich psychischer Vorgänge in den lebenden Wesen. Freie Bayr. Schulzeitung Nr. 15/16. Würzburg 1913.
- Wiman, C.** Über die paläontologische Bedeutung des Massensterbens unter den Tieren. Pal. Zeitschrift 1 1913. S. 145—154.

2. Faunen.

- Bajarunass, M. W.** Unteroligocaen-Ablagerungen des Mangyschlaks. Verh. Kais. russ. mineral. Ges. St. Petersburg. 2. Serie 49 1912. S. 19—68. Taf. III. (Russisch.)
- Böse, E.** Algunas faunas del Cretacico superior de Coahuila y regiones limitrofes. Bol. Inst. Geol. Mexico 30 1913. 56 S. 8 Taf.
- Brown, A. P. u. Pilsbry, H. A.** Fauna of the Gatun Formation, Isthmus of Panama. I u. II. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia 1911—1912. S. 336—373, 500—519. Taf. 22—31.
- — Two collections of Pleistocene fossils from the Isthmus of Panama. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 65 1913. S. 493—500. 3 Textf.
- Buckman, S. S.** The "Kelloway Rock" of Scarborough. Quarter. Journ. Geol. Soc. 69 1913. S. 152—168.
- Chapman, F.** Description of new and rare fossils obtained by Deep Boring in the Mallee. Part I. Plantae; and Rhizopoda to Brachiopoda. Proc. Roy. Soc. Victoria 26 (N. S.) 1913. S. 165—191. Taf. 16—19.
- Report on a collection of Lower Ordovician fossils. Records Geol. Surv. Victoria 3, Teil 2, 1912. S. 211—213. Taf. 27 u. 28.
- Silurian and Devonian fossils from the Mitta Mitta District, N. E. Victoria. Records Geol. Surv. Victoria 3, Teil 2, 1912. S. 215—217. Taf. 29—31.
- Reports on fossils. Middle Devonian of the Buchan District. Records Geol. Surv. Victoria 3, Teil 2, 1912. S. 218—222. Taf. 32—36.
- Newer Silurian fossils of Eastern Victoria, Part. II. Records Geol. Surv. Victoria 3, Teil 2, 1912. S. 224—233. Taf. 37—38.
- Clarke, I. M.** Fósseis devonianos do Paraná. Monographias do Serviço geológico e mineralógico do Brasil. 1 1913. 353 S. 27 Taf. 27 Textf.

- Cockerell, T. D. A.** The fauna of the Florissant (Colorado) Shales. *Am. Journ. of Science* **36** 1913. S. 498—500.
- Davis, Ch. H.** New species from the Santa Lucia Mountains, California, with a discussion of the Jurassic age of the Slates at Slate's Springs. *Journ. Geol.* **21** 1913. S. 453—458. 7 Textf.
- Dickerson, R. E.** Fauna of the Eocene at Marysville Buttes, California. University California publications. *Bull. Dep. Geol.* **7** 1913. S. 257 298. Taf. 11—14. 2 Textf.
- Dollé, L.** Le dinantien supérieur de la vallée de l'Ouedzousfana. *Paléontologie. Ann. Soc. Géol. Nord* **41** 1913. S. 240—261. Taf. 7.
- Duvigneaud, J.** L'âge des couches de Royvaux. *Bull. soc. belge de Géol.* etc. **26** 1912. S. 159—187. Taf. 3.
- Éhik, J.** Die präglaziale Fauna von Brassó. *Földtani Közlöny Z. d. ung. Geol. Ges. Budapest* **43** 1913. S. 136—150. 2 Textf.
- Fischer, E.** Geologische Untersuchungen des Lochengebietes bei Balingen. *Geol. Pal. Abh., N. F.,* **11** 1913. 72 S.
- Über einige neue oder in Schwaben bisher unbekannte Versteinerungen des Braunen und Weißen Jura. *Jahreshefte Ver. f. Vaterl. Naturk. Württ.* **69** 1913. S. 31—59. Taf. 5. 1 Textf.
- Flamand, G. B. M.** Recherches géologiques et géographiques sur le Haut Pays de l'Oranie et sur le Sahara (Algérie et territoires de Sud). *Lyon* 1911. 1001 S. 157 Textf. 16 Taf.
- Foerste, A. F.** Strophomena and other fossils from Cincinnati and Mohawkian horizons, chiefly in Ohio, Indiana, and Kentucky. *Denison Univ. Sci. Lab. Bull.* **17** 1912. S. 17—172. 18 Taf.
- Frech, F.** Fossilium Catalogus 1: Animalia. Berlin 1913. 42 S.
- Fucini, A.** Sulla fauna di Ballino. *Atti Soc. Toscana. Sci. Nat.* **22** 1913. 2 S.
- Furlani, M.** Die Lemeßschichten, ein Beitrag zur Kenntnis der Juraformation in Mitteldalmatien. *Jahrb. k. k. geol. Reichsanst.* **60** 1910. S. 67—98. 2 Taf. 1 Textf.
- Girty, G. H.** On some Invertebrate Fossils from the Lykins Formation of Eastern Colorado. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **22** 1912. S. 1—8. Taf. 1.
- On some new genera and species of Pennsylvanian Fossils from the Wewoka Formation of Oklahoma. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **21** 1911. S. 119—156.
- Glaesner, R.** Beiträge zur Kenntnis der Hessischen Jura-Relikte. *Abh. u. Ber. Ver. f. Naturk. Cassel.* 1913. S. 51—146.
- Gortani, M.** Rivelamento geologico della tavoletta „Pontebba“. *Boll. R. Com. geol. d'It.* **43** 1912. 24 S. 2 Taf. 3 Textf.
- La serie devoniana nella giogaia del Coglians (Alpi Carniche). *Boll. del R. Com. Geol. d'Italia* **43** 1912. S. 235—276. 3 Taf. 2 Textf.
- Guppy, R. J. L.** Fossils from Springvale near Couva, Trinidad. *Agric. Soc. Trinidad and Tobago, Proc.* **11** 1911. S. 194—203. 3 Taf.
- Hadding, A.** Undre dicellograptusskiffern i Skåne jämte några därmed ekvivalenta bildningar. *Fysiograf. Sällsk. Handl. (Lund), N. F.* **24** 1913. 90 S.
- Holtedahl, O.** The Cambro-Ordovician beds of Bache Peninsula and the neighboring regions of Ellesmere Land. *Report second Norweg. Arctic Exp. in the Fram, No 28. Vid. Selsk. Kristiania* 1913. 14 S. 4 Taf.

- Jaworski, E.** Beiträge zur Kenntnis des Jura in Süd-Amerika. Teil I. Allgemeiner Teil. N. Jahrb. für Min. etc., Beil.-Bd. **37** 1913. S. 285—342. 2 Tab. im Text.
- Jentsch.** Ostdeutsches Pliocän. Monatsber. Deutsch. geol. Ges. **65** 1913.
- Kettner, R.** Über das neue Vorkommen der untersilurischen Bryozoen und anderer Fossilien in der Ziegelei Pernikárka bei Košice. Bull. internat. de l'Acad. d. Sciences de Bohême 1913. 2 Taf. Mehrere Textf.
- Kilian, W.** Sur un nouveau gisement dans le Paléocrétacé de Provence. Compte rendu som. séances. Soc. géol. France 1913. S. 133—135.
- Kindle, E. M.** The age of the Eurypterids of Kokomo, Indiana. Am. Journ. Sci. **36** 1913. S. 282—288.
- v. Klebelsberg, R.** Beiträge zur Kenntnis der alttertiären Evertebraten-Fauna Ägyptens. Z. d. d. g. G., Abh., **65** 1913. S. 373—383.
- Koken, E.** Die Geologie und Tierwelt der paläolithischen Kulturstätten Deutschlands. In: R. R. Schmidt: Die diluviale Vorzeit Deutschlands. Stuttgart 1913. S. 159—227. Textf. 108 u. 109.
- Beiträge zur Kenntnis der Schichten von Heiligen Kreuz (Abteital, Südtirol). Abh. k. k. geol. Reichsanstalt **16**, Heft 4, 1913. 43 S. 6 Taf.
- Kormos, Th.** Der pliozäne Knochenfund bei Polgárdi. Vorl. Ber. Földtani Közlöny. Zeitschr. d. ung. geol. Ges. **41** 1911. S. 171—189. 9 Textf.
- Kozłowski, R.** Fossiles dévoniens de l'État de Paraná (Brésil). Ann. de Paléont. **8** 1913. S. 105—123. Taf. 11—13.
- Krauss, H.** Geologische Aufnahme des Gebietes zwischen Reichenhall und Melleck. Geogn. Jahresh. **26** 1913. S. 105—154, 1 Karte, 1 Profiltaf., 2 Fossiltaf., 9 Textf.
- Krumbeck, L.** Obere Trias von Buru und Misol. (Die Fogischichten und Asphaltschiefer West-Burus und der Athyridenkalk des Misol-Archipels.) (Beitr. zur Geol. v. Niederl.-Indien von G. Boehm. 2. Abt., 1. Abschn.) Palaeontographica. Suppl. **4** 1913. 161 S. 11 Taf. 11 Textf.
- Lee, W. T.** Coal Fields of Grand Mera and the West Elk Mountains, Colorado. Bull. U. S. geol. Surv. Washington **510** 1912. 219 S. 21 Taf. 37 Textf.
- Leidhold, Cl.** Die Quarzite von Berlé in Luxemburg, ihre Verbreitung und stratigraphische Stellung. N. Jahrb., B.-B., **36** 1913. S. 332—369. 1 Taf.
- Über ein Vorkommen von Fossilien in den Hunsrückschiefern der Gegend nördlich Oberstein. Centralbl. Min. etc. 1913. S. 652—655.
- Lopuski, C.** Contributions à l'étude de la faune crétacée du plateau de Lublin. Sitzungsber. d. Warschauer Ges. d. Wiss. **5** 1912. S. 182—219. 3 Taf. (Poln. mit franz. Resume.)
- Maury, C. J.** A contribution to the paleontology of Trinidad. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Journ. 2. ser. **15** 1912. S. 23—112. 9 Taf.
- Meister, E.** Über den Lias in Nordanatolien nebst Bemerkungen über das gleichzeitig vorkommende Rotliegende und die Gosaukreide. N. Jahrb. für Min. etc., B.-B., **35** 1913. S. 499—548. Taf. 20, 21. 5 Textf.
- Meli, R.** Cenni sopra una Monodonta fossile delle Valle dell' Inferno (Roma) e notizie delle specie di Trochidi estratte finora dal Pliocene recente delle colline romane sulla destra del Tevere. Boll. Soc. Zoolog. ital. **12**, ser. 2^a, 1911. S. 89—98.

- Parona, C. F.** Fossili neocretacei della conca Anticolana. Boll. R. Com. geol. d'It. Rom 43 1912. 19 S. 2 Taf. 11 Textf.
- Pellizari, G.** Fossili paleozoici antichi dello Scensi (China). Riv. ital. Pal. 19 1913. S. 33—48. 1 Taf.
- Postlethwaite, J.** The Geology of the English Lake District. London 1913.
- Proctor, E.** Notes on the discovery of fossiliferous Old Red Sandstone in a boring at Southall, near Ealing. Quart. Journ. Geol. Soc. 69 1913. S. 78—84.
- Regalia, E.** Fauna glaciale in due grotte di Equi (Alpi Apuane). Riv. Ital. di Paleont. 17 1911. S. 24—28.
- v. Rehbinder, B.** Argiles mediojurassiques à minerai de fer de long du coté sud-ouest des Monteurs entre Cracovie et Wielun. Mém. Com. géol. St. Petersburg Nouv. série 74 1912. 209 S. 1 Taf.
- Die mittelmurassischen eisenertführenden Tone längs dem südwestlichen Rande des Krakau-Wieluner Zuges in Polen. Z. d. d. g. G. Abh. 65 1913. S. 181—347. Taf. 4—6.
- Renz, C.** Zur Geologie des östlichen Kaukasus. N. Jahrb. für Min. etc., Beil.-Bd., 36 1913. S. 651—703. Taf. 25—29. 3 Textf.
- Rollier, L.** Fossiles nouveaux ou peu connus des terrains secondaires du Jura et des contrées avoisinantes. 1^e partie. Mém. Soc. paléont. suisse 37. 31 S. 4 Taf.
- Roman, J. u. Geunevaux, M.** Étude sur les terrains jurassiques de la région du Pic Saint-Loup (Hérault). Bull. de Géogr. Montpellier 1912. 120 S. 8 Taf.
- Rovereto, G.** Brevi note paleontologiche sull' Oligocene Ligure. Riv. ital. di Paleont. Parma, 19 1913. S. 69—71.
- Salfeld, H.** Die Gliederung des oberen Jura in Nordwesteuropa von den Schichten mit Perisphinctes Martelli Oppel an aufwärts auf Grund von Ammoniten. Mit vergleichend-stratigraphischen Bemerkungen über den oberen Jura Süddeutschlands, der Schweiz, Mittel- und Südfrankreichs, alpiner Gebiete, Pommern und Rußlands. N. Jahrb. für Min. etc., Beil.-Bd. 37 1913. S. 125—246. 2 Tabellen.
- Scalia, S.** La fauna del Trias superiore del gruppo di M. Judica. Parte II. Mem. Acc. Gioenia di Catania. Ser. V., 4 1912. Mem. 8. S. 64ff., 3 Taf.
- Schaffer, F. X.** Das Miocän von Eggenburg. Die Gastropoden, mit einem Anhang über Cephalopoden, Crinoiden, Echiniden und Brachiopoden. Abh. k. k. geol. Reichsanst. 22 1912. S. 129—193. 12 Taf.
- Schmidt, E.** Cultrijugatus-Zone und Unteres Mitteldevon südlich der Attendorn-Elssper Doppelmulde. Mit einem paläontologischen Anhang. Jahrb. d. k. preuß. geol. Landesanstalt f. 1912. 33, Teil II, Heft 2. 1913. 2 Taf., 4 Textf.
- Schulz, E.** Über einige Leitfossilien der Stringocephalenschichten der Eifel. Verh. Naturh. Ver. preuß. Rhld. u. Westf. 70 1913. S. 336—385. Taf. 7—9. 2 Textf.
- Schwet, Th.** Die Fauna der Tschokrak-Kalke der Halbinsel Kertsch. Verh. kais. russ. min. Ges. St. Petersburg, 2. Serie, 49 1912. S. 251—379. Taf. 6—7. (Russisch.)
- Scupin, H.** Die Löwenburger Kreide und ihre Fauna. Palaeontographica. Suppl. 6. 1912—1913. 275 S. 15 Taf. und 50 Textf.

- Shimek, B.** Mingling of Pleistocene formations. Geol. Soc. America, Bull. 23 1912. S. 709—712. 1 Taf. 1 Textf.
- Soergel, W.** Lias und Dogger von Jeffbie und Fialpopo (Misólarchipel). N. Jahrb. für Min. etc., B.-B., 36 1913. S. 586—650. Taf. 21—24. 12 Textf.
- Sommermeier, L.** Die Fauna des Aptien und Albien im nördlichen Perú. T. II. Gastropoden, Lamellibranchiaten, Echinodermen. N. Jahrb. f. Min. etc., B.-B., 36 1913. S. 370—412 m. Taf. 14 u. 15.
- Stefani, C. de, und Sforza, M.** Creta superiore da Orfella al Gebel Soda in Tripolitania. Mem. Acc. Lincei. 22 1913. S. 744—749.
- Stierlin, K.** Beiträge zur Kenntnis des Wellenkalkes im südlichen Breisgau. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. 20 1913. S. 47—58. Taf. I.
- Tolmatschow, J. P.** Materialien zur Kenntnis der Paläozoischen Ablagerungen von Nordost-Sibirien. Verh. k. Min. Ges. St. Petersburg 50 1913. 57 S. 2 Taf.
- Tommasi, A.** La faunetta anisica di Valsecca in Val Brembana. Reale ist. lomb. sci. lett. Rendiconti, Serie II, 46 1913. S. 767—786. 4 Textf.
- Toni, A. de.** Sulla fauna triasica di Valdepena. Atti dell' Acc. Scient. Trent. Istriana, terza serie. Padua 6 1912.
- Toula, Fr.** Die Kalke vom Jägerhause unweit Baden (Rauchstallbrunnengraben) mit nordalpiner St. Cassianer Fauna. Jahrb. k. k. geol. Reichsanst. 63 1913. S. 77—126. 4 Taf. 4 Textf.
- Tschirwinsky, P.** Der geologische Bau der Gegend des rechten Ufers des Flusses Sseim innerhalb des Gouvernements Kursk. II. Mem. Soc. Naturalistes Kiew 23 1913. S. 1—142. 3 Taf. (Russisch. Deutsch. Res.).
- Vadász, M. E.** Liasfossilien aus Kleinasien. Mitt. a. d. Jahrb. kgl. ung. geol. Reichsanst. 31 1913. S. 59—82. 1 Taf. 6 Textf.
- Walcott, C. D.** Notes on fossils from limestone of Steeprock series, Ontario, Canada. Canada Geol. Surv. Mem. 28 1912. S. 16—22. 2 Taf.
- Cambrian geology and paleontology, II. No. 10. Group terms for the lower and upper Cambrian series of formations. Smiths Misc. Coll. 57 1913. S. 305—307.
- Cambrian Geology and Paleontology. II. No. 11. New Lower Cambrian Subfauna. Smithsonian misc. coll. 57 1913. S. 309—326. Taf. 50—54.
- Cambrian Geology and paleontology II. No. 12. Cambrian formations of the Robson Peak District, British Columbia and Alberta, Canada. Smithsonian Misc. Coll. 57 1913. S. 328—343. Taf. 55—59.
- Wedekind, R.** Die Goniatitenkalke des unteren Oberdevon von Martenberg bei Adorf. Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde. Berlin 1913. S. 23—77. Taf. 4—7. 14 Textf.
- Wiegiers, Fr.** Die Gliederung des französischen Pliocäns und Pleistocäns. Z. d. d. g. G., Abh., 65 1913. S. 384—417. Taf. X. 5 Textf.
- Williams, H. S.** Recurrent Tropidoleptus zones of the Upper Devonian in New York. U. S. geol. Surv. Profess. paper 79 1913. 103 S. 6 Taf. 18 Textf.
- New species of Silurian fossils from the Edmunds and Pembroke formations of Washington County, Maine. Proc. U. S. National Mus. 45 1913. S. 319—352. Taf. 29—31.

Williams, H. S. Correlation problems suggested by a study of the faunas of the Eastport quadrangle, Maine. *Bull. of the Geol. Soc. of America* 24 1913. S. 377—398.

Wittenburg, P. W. Neue Daten zur kaukasischen Trias. *Bull. Acad. Imper. d. Sciences, St. Petersburg.* 1912. S. 433—436. (Russ.)

3. Foraminiferen.

Altpeter, O. Beiträge zur Anatomie und Physiologie von Alveolina. *N. Jahrb. f. Min. etc., B.-B.*, 36 1913. S. 82—112. 4 Taf. im Text.

Boussac, J. Études stratigraphiques sur le Nummulitique alpin. *Mém. pour servir à l'explication de la carte géol. détaillée de la France.* Paris 1912. 657 S. 10 Taf. 10 Karten.

Deprat, M. Étude des Fusulinidés de Chine et d'Indo-Chine et classification des calcaires à Fusulines. *Mém. Serv. Géol. de l'Indo-Chine, Hanoï* 1 1912. 3^e part. S. 1—76. Taf. 1—9. 30 Textf.

Franke, A. Die Foraminiferen der Kreideformation des Münsterschen Beckens. *Verh. Naturh. Ver. der preuß. Rheinl. u. Westf.* 69 1912. S. 255—285. Taf. 6.

Heinrich, A. Untersuchungen über die Mikrofauna des Hallstätter Kalkes. *Verh. k. k. geol. Reichsanst.* 1913. S. 225—234.

Heron-Allen, E., u. Earland, A. Foraminifera as World-builders. *Journ. Quekett Micr. Club* 12 1913. S. 1—16. 3 Taf.

Jaeger, R. Einige neue Fossilfunde im Flysch des Wiener Waldes. *Verh. k. k. geol. Reichsanst.* 1913. S. 121—123.

Rutten, L., u. Rutten-Pekelharing, C. J. De omgeving der Balikpapan-Baai. *Tijdsch. k. Nederl. Aardrijsk. Gen. s.* 2 28 1911. S. 579—601.

Rutten, L. Over orbitoiden van Soemba. *K. Akad. Wet. Amsterdam* 1912. *Nat. Afd.* S. 391—396.

— On Orbitoides in the neighbourhood of the Balikpapan-Bay, East-coast of Borneo. *K. Ak. Wet. Amsterdam* 13 1912. S. 1122—1139.

— Studien über Foraminiferen aus Ost-Asien. *Samml. Geol. Reichs-Mus. Leiden* 9, Ser. 1, 1913. S. 219—224. Taf. 14. 2 Textf.

Schubert, R. J. Über das Vorkommen von Fusulinenkalk in Kroatien und Albanien. *Verh. k. k. geol. Reichsanst.* 1912. S. 330—332.

— Über mitteleocäne Nummuliten aus dem mährischen und niederösterreichischen Flysch. *Verh. k. k. geol. Reichsanst.* 1913. S. 123—128.

— Zur miocänen Foraminiferenfauna der Umgebung von Olmütz. *Verh. k. k. geol. Reichsanst.* 1913. S. 142—152.

— Beitrag zur fossilen Foraminiferenfauna von Celebes. *Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst.* 63 1913. S. 127—150. 1 Taf. 1 Textf.

Squinabel, S. Radiolari della strada nazionale al Monginevro. *Boll. del R. Com. Geol. d'Italia* 43 1912. S. 281—289. 1 Taf.

4. Spongien und Coelenteraten.

Brydone, R. M. Notes on new or imperfectly known Chalk Polyzoa. *Geol. Mag. New series. Dec. V* 10 1913. S. 436—438. Taf. 14.

Carruthers, R. G. Lophophyllum and Cyathaxonia: Revision notes on two genera of Carboniferous corals. *Geol. Mag. Decade V* 10 1913. S. 49—56. Taf. 3. 5 Textf.

- Deecke, W.** Über Korallen. N. Jahrb. für Min. usw. **2** 1913. S. 183—193.
- Delépine, G.** Note préliminaire sur la faune du calcaire carbonifère du bassin de Laval. Ann. Soc. Géol. Nord **42** 1913. S. 26—30.
- Dettmer, Fr.** Spongites Saxonicus Geinitz und die Fucoidenfrage. N. Jahrb. f. Min. etc. **11**. S. 114—126. Taf. 8—9.
- Ertheridge, R.** A very remarkable species of Spongophyllum from the Upper Silurian Rocks of New South Wales. Rec. Australian Museum **10** 1913. S. 35—37. Taf. 4—7.
- Felix, J.** Die fossilen Anthozoen aus der Umgebung von Trinil (Java). Palaeontographica **60** 1913. S. 311—365. Taf. 24—27. 3 Textf.
- Die Korallen der Kreideformation von Palästina und Syrien. N. Jahrb. f. Min. etc. **2** 1913. S. 93—116. Taf. 6. 2 Textf.
- Gortani, M.** Stromatoporoidi devoniani del Monte Coglians (Alpi Carniche). Riv. it. di Pal. **18**, 4, 1912. S. 117—128. Taf. 4.
- Hinde, G. E.** Solenopora garwoodi sp. nov. Geol. Mag. **10** 1913. S. 289—292. 1 Taf.
- Jourdy, E.** Coralliaires et corallicoles. Compte rendu. Soc. géol. France 1913. S. 174—177.
- Laurent, A.** Beiträge zur Kenntnis der westfälischen Kreide. Hornschwämme in Grünsandhorizonten. Verh. Naturh. Ver. der preuß. Rheinl. u. Westf. **69** 1912. S. 287—289.
- Mank, E.** Über die Entwicklung der Graptolithen, speziell von Monograptus, Gein. Z. f. Naturw. Halle **83** (1911) 1912. S. 445—450. 26 Textfig.
- Oppenheim, P.** Neue Beiträge zur Eocänfauna Bosniens. Beitr. z. Geol. Österr.-Ung. Oriens **25** 1912. S. 88—149. 8 Taf. 5 Textf.
- Über Porites polystyla Reuss und die Gattung Actinacis d'Orb. Z. d. d. g. G. Abh. **65** 1913. S. 159—180. Taf. 3. 2 Textf.
- Rauff, H.** Barroisia und die Pharetronenfrage. Pal. Zeitschrift **1** 1913. S. 74—144. Taf. 1 u. 2. 12 Textf.

5. Echinodermen.

- Bather, F. A.** British Fossil Crinoids. — IX. Cydonocrinus parvulus, n. g. et sp., Yoredale Beds, Yorkshire. Ann. and Mag. Nat. Hist. **12**, Ser. 8, 1913. S. 388—394. 5 Textf.
- Caradocian Cystidea from Girvan. Trans. Roy. Soc. Edinburgh **49** 1913. S. 359—529. 6 Taf. 80 Textf.
- Checchia-Rispoli, G.** Sopra alcuni Echinidi oligocenici della Cirenaica. Giorn. di sci. nat. ed. econ. di Palermo **30** 1913. S. 63—72. Taf. 1.
- Clarke, J. M.** A remarkable occurrence of devonic starfish. New York State Mus. Bull. Albany **158** 1912. S. 44—45. 5 Taf.
- Deeke, W.** Paläontologische Betrachtungen. III. Über Echinoiden. Centrbl. f. Min. 1913. S. 498—507, 526—534.
- Fourtau, R.** Catalogue des invertébrés fossiles de l'Égypte représentés dans les collections du geological Museum au baïre. 1^{ère} partie: Echinides Éocènes. Le Caire. Gouvern. égypt. Administration des Arpentages 1913. 93 S. 6 Taf.

- Fourtau, R.** Contribution à l'étude des Echinides fossiles de la Syrie. Mém. Institut. Égyptien 7 1912. fasc. 2. S. 41—69. 3 Taf.
- Hawkins, H. L.** The Lantern of Perischodomus. Geol. Mag. 10 1913. S. 300—302. 5 Textf.
- On Lanieria. Geol. Mag. Dec. V 10 1913. S. 199—204. 2 Textf.
- Lambert, J.** Étude supplémentaire sur quelques Echinides des couches à „Rudistes“ de Gosau. Bull. Soc. belge Géol., Brux. 27 1913. S. 1—8. 1 Taf.
- Lovisato, D.** Nuove specie di „Clypeaster“ del Miocene medio di Sardegna. Riv. Ital. di Paleont. 17 1911. fasc. 1—2. S. 29—35.
- Altre specie nuove di „Clypeaster“ del Miocene medio di Sardegna. Boll. Soc. geol. it. 30 1911. S. 457—472. 2 Taf.
- Remeš, M., und Bather, F. A.** Psalidocrinus, a new genus of Crinoidea from the Tithonian of Stramberg. Geol. Mag. Decade V 10 1913. S. 346—352. 1 Taf.
- Schöndorf, Fr.** Über einige Ophiuren aus der Trias von Oberschlesien. Jahrb. kgl. pr. geol. Landesanst. 33, Teil II, Berlin 1913. S. 215—231. 4 Textf.

6. Bryozoen.

- Bénard, M. Ch., und Guérin-Ganivet, G.** Mission arctique commandée. — Bryozoaires. Soc. d'Océanogr. du Golfe de Gascogne. Bordeaux 1913. 47 S. 1 Textf.
- Canu, F.** Contributions à l'étude des Bryozoaires fossiles. Bull. soc. géol. France, 4. série, 13 1913.
- Les Bryozoaires fossiles des Terrains du Sud-Ouest de la France. Bull. soc. géol. France, 4^e série, 12 1912. S. 623—630. Taf. 20—21. 1 Textf.
- Guérin-Ganivet, G.** Contributions à l'étude des Bryozoaires des côtes armoricaines. — III. Bryozoaires de la région de Concarneau et de l'archipel de Glenau. Trav. scient. Labor. zool. physiol. marit. 4 1912. 29 S.
- Kettner, R.** Über das Vorkommen der untersilurischen Bryozoen und anderer Fossilien in der Ziegelei Pernikárka bei Košire. Bull. intern. Acad. Sci. de Bohême 18 1913. 22 S. 9 Textf. 2 Taf.
- Osburn, R. C.** The Bryozoa of the Woods Hole region. Bull. of the Bur. of Fisheries Washington 30 1910 (1912). 66 S. 13 Taf.

7. Brachiopoden.

- Chapman, Fr.** New or Little-known Victorian Fossils in the National Museum. Part. XVI. Some Silurian Brachiopoda. Proc. Roy. Soc. Victoria 26 (N. S.) 1913. S. 99—113. Taf. 10—11.
- Cramer, R.** Die Intercarbonfauna von Gaablauf in Niederschlesien. Jahrb. k. pr. geol. Landesanstalt 33 1912. S. 40—72. Taf. 3.
- Eisel, R.** Über die Varianten des Productus horridus Sowerby, bei Gera. 49/50. Jahresber. Ges. Nat. zu Gera. S. 33—37. 3 Taf.
- Foerste, A. F.** Strophomena and other fossils from Cincinnati and Mohawkian horizons, chiefly in Ohio, Indiana, and Kentucky. Denison Univ. Sc. Lab. Bull. 17 1912. S. 17—172. 18 Taf.

- Fuchs, A.** Einige neue oder weniger bekannte Molluskoiden und Mollusken aus deutschem Devon. *Jahrb. k. pr. Geol. Landesanstalt* **33**, T. II, 1912. S. 49—76. Taf. 4—8.
- Grabau, A. W.** Early Paleozoic delta deposits of North America. *Bull. of Geol. Soc. of America* **24** 1913. S. 399—528. Taf. 12.
- Kindle, E. M.** The onondaga Fauna of the Alleghenny region. *U. S. geol. Survey Bull.* **508** 1912. S. 1—116. 13 Taf.
- Kozłowski, R.** Fossiles dévoniens de l'État de Paraná (Brésil). *Ann. de Paléont.* **8** 1913. S. 105—123. Taf. 11—12.
- Lebedeff, N.** Materialien zur Geologie des Karbons im Donetzgebiet. Spiriferidae aus den Karbonablagerungen des Donetzbeckens und einiger anderer Gebiete Rußlands. *Nachrichten des Berginstituts zu Ekaterinoslaw* **1** 1913. 5 Taf.
- Meyer, O. E.** Die devonischen Brachiopoden von Ellesmereland. *Report. Second. Norwegian arctic Exp. in the „Fram“ 1898—1902.* Nr. 29. Kristiania 1913. 8 Taf.
- Nielsen, K. B.** Die Brachiopoden in Faxe. *Medd. Dansk. Geol. For.* **17** 1911. S. 599—618. 1 Taf.
- North, F. J.** On the genus *Syringothyris*. *Geol. Mag. Decade V* **10** 1913. S. 393—401. Taf. 12.
- Pellizari, G.** Fossili paleozoici antichi dello Scensi (China). *Riv. ital. Pal.* **19** 1913. S. 33—48. 1 Taf.
- Schulz, E.** Über einige Leitfossilien der Stringocephalenschichten der Eifel. *Verh. Naturh. Ver. preuß. Rheinld. u. Westf.* **70** 1913. S. 336—385. Taf. 7—9. 2 Textf.
- Seidlitz, W. v.** Misolia, eine neue Brachiopoden-Gattung aus den Athyridenkalken von Buru und Misol. (*Beitr. z. Geol. von Niederl.-Indien von Georg Boehm, Freiburg i. B. II. Abt., 2. Abschn.*) *Palaeontographica Suppl.* **4** 1913. S. 163—193. Taf. 12—14. 9 Textf.
- Shimer, H. W.** Spiriferoids of the Lake Minnewauka Section, Alberta. *Bull. Geol. Soc. America* **24** 1913. S. 233—240.
- Tolmatschow, J. P.** Materialien zur Kenntnis der Paläozoischen Ablagerungen von Nordost-Sibirien. *Verh. k. Min. Ges. St. Petersburg* **50** 1913. 57 S. 2 Taf.
- Williams, H. S.** Recurrent *Tropidoleptus* zones of the Upper Devonian in New York. *U. S. geol. Surv. Profess. paper* **79** 1913. 103 S. 6 Taf. 18 Textf.
- New species of Silurian fossils from the Edmunds and Pembroke formations of Washington County, Maine. *Proc. U. S. National Mus.* **45** 1913. S. 319—352. Taf. 29—31.
- Yakowlew, N.** Die Fauna der oberen Abteilung der palaeozoischen Ablagerungen im Donez-Bassin. III. Die Brachiopoden. — *Geologische Resultate der Bearbeitung der Fauna. Mém. com. géol. St. Petersburg. Nouv. série* **79** 1912. 39 S. 5 Taf.

8. Mollusken.

- Burckhardt, C.** Les mollusques de type boréal dans le Mésozoïque mexicain et andin. *Mem. y Revista Soc. Cientif. „Antonio Alzate“ Mexico* **32** 1912. S. 79—84.

- Caziot et Maury.** Faune des Mollusques pléistocènes des limons et alluvions caillouteuses de la vallée inférieure du Var près de son embouchure, et de quelques autres points du même horizon géologique du département des Alpes-Maritimes. *Mém. Soc. zool. de France* 25 1912. S. 45—85. Taf. 1.
- Cerulli-Irelli, S.** Fauna malacologica mariana. Parte VI. *Palaeontogr. italica* 18 1912. S. 141—170. Taf. 23—25.
- Fuchs, A.** Einige neue oder weniger bekannte Molluskoiden und Mollusken aus deutschem Devon. *Jahrb. k. pr. geol. Landesanst.* 33, T. II, 1912. S. 49—76. Taf. 4—8.
- Michajlovski, G.** Über einige neue oder seltene Conchylien aus dem Tertiär am Nordufer des Aralsees. (Russisch.) *Sitzungsber. Naturf. Ges. Dorpat* 21 1912. S. 120—138. 1 Taf.
- Germain, L.** Études sur les mollusques terrestres et fluviales de quelques formations quaternaires des Bassins du Rhône et du Rhin. *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 11 1911. 194 S. 6 Taf.
- Geyer, D.** Über die in Niederschwaben während des Quartärs erloschenen Mollusken. *Jahresber. Mitt. oberrhein. geol. Ver. (n. F.)* 3 1913. Heft 2. S. 32—54.
- Suter, H.** New Species of Tertiary Mollusca. *Trans. Proc. New Zealand Inst.* 45 1912. S. 294—297. 1 Textf. Taf. 12—14.
- Vincent, G.** Contribution a la Paléontologie des Falaises de Landana (Bas-Congo). *Mollusques. Ann. Mus. du Congo Belge* 3, 1, 1913. S. 1—46. Taf. 1—6.
- Williams, H. S.** Some new Mollusca from the Silurian formations of Washington County, Maine. *Proc. U. S. National Mus.* 42 1912. S. 381—398. Taf. 49, 50.

a) Lamellibranchiaten.

- Andert, H.** Die Inoceramen des Kreibitz-Zittauer Sandsteingebirges. *Festschrift d. Humboldt-Vereins Ebersbach* 1911. S. 33—64. Taf. 1—9.
- Böse, E.** Algunas faunas del Cretacico superior de Coahuila y regiones limitrofes. *Bol. Inst. Geol. Mexico* 30 1913. 56 S. 8 Taf.
- Cossmann, M.** Descriptions de quelques Pélécypodes jurassiques recueillis en France (cinquième article). *Assoc. franç. Av. Sc. Congrès de Nîmes. Paris* 1913. 11 S. 3 Taf.
- Cramer, R.** Die Untercarbonfauna von Gaablauf in Niederschlesien. *Jahrb. k. preuß. geol. Landesanstalt* 33 1912. S. 40—72. Taf. 3.
- Dylewski, A.** Ostrea rarilamella de l'éocène inférieur de Manguichlak. *Mém. soc. naturalistes Kiew* 23 1913. S. 143—160. 1 Taf. (Russ. frz. Res.)
- Israel, W.** Die Perlmuschel (*Margaritana margaritifera* und *M. sinuata*). *Unsere Welt* 1912. H. 9. 3 S. 1 Textf.
- Jodot, M. P.** Quelques remarques sur *Inoceramus involutus* Sow. du Crétacé supérieur. *Bull. Mus. d'Histoire naturelle* 1913. S. 254—257.
- Laurent, A.** Beiträge zur Kenntnis der westfälischen Kreide. B. Radiolites *Mortoni* Mantell spec. *Verh. Naturh. Ver. der preuß. Rheinl. u. Westf.* 69 1912. S. 289—291. 1 Textf.
- Mazéran, F.** Sur quelques espèces de Glauconies de grès d'Uchaux. *Annal. Soc. Linn. Lyon* 58 1911. S. 153—162. Taf. 1.

- Meunier, M. St.** Sur un échantillon d'*Inoceramus* provenant de la Craie blanche du Pas-de-Calais et sur la série des phénomènes géologiques, dont il a conservé les traces. *Bull. Mus. d'Hist. nat.* 1913. S. 257—259.
- Parona, C. F.** Nuovi studi sulle Rudiste dell'Appennino (Radiolitidi). *Mem. R. Acc. Sc. Torino, serie II*, 62. S. 273—293. 2 Taf. 7 Textf.
- Sulla presenza del Turoniano nel monte Conero presso Ancona. *Boll. Soc. geol. ital.* 30 1911. S. 108—112.
- Pruvost, P.** Note sur les Rudistes turoniens du Nord de la France. *Soc. Géol. du Nord. Ann.* 42 1913. S. 83—95. Taf. 2 u. 3. 2 Textf.
- Robson, G. C.** *Helminthochiton aequivoca* n. sp. Lower Ordovician, Bohemia. *Geol. Mag.* 10 1913. S. 302—304. 3 Textf.
- Scupin, H.** Die Löwenburger Kreide und ihre Fauna. *Palaeontographica Suppl.* 6 1912—1913. 275 S. 15 Taf. 50 Textf.
- Soergel, W.** Lias und Dogger von Jefbie und Fialpopo (Misólarchipel). *N. Jahrb. f. Min. etc., B.-B.*, 36 1913. S. 586—650. Taf. 21—24. 12 Textf.
- Strübin, K.** Über jurassische und tertiäre Bohrmuscheln im Basler Jura. *Verh. d. Naturf. Ges. Basel* 24 1913. S. 32—45. 9 Textf.
- Thevenin, A.** Types du prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle. *Ann. Paléont. Paris* 8 1913. S. 145—176. Taf. 27—36.
- Weigelin, M.** *Myophoria Kefersteini* Münster aus der Bleiglanzbank des Gipskeupers von Sindelfingen und *Myophoria Schmidtii* nov. sp. aus den Trochitenkalken von Donaueschingen. *Jahreshefte Ver. f. vaterl. Naturk. Württ.* 69 1913. S. 257—265. Taf. 6.
- Wetzel, W.** Über ein Kieselholzgeschiebe mit Teredonen aus den Holtenauer Kanal-Aufschlüssen. *Jahrb. Niedersächs. geol. Ver. Hannover* 6 1913. S. 21—59. 3 Taf.
- Williams, H. S.** Recurrent *Tropidoleptus* zones of the Upper Devonian in New York. *U. S. geol. Surv. Profess. paper* 79 1913. 103 S. 6 Taf. 18 Textf.
- New species of Silurian fossils from the Edmunds and Pembroke formations of Washington County, Maine. *Proc. U. S. National Mus.* 45 1913. S. 319—352. Taf. 29—31.
- Wittenburg, P. de.** Sur la forme caractéristique de *Pseudomonotis* du trias supérieur du Caucase et d'Alaska. *Bull. Acad. impér. sci. St. Pétersbourg* 1913. S. 475—487. 1 Taf. (Russisch.)

b) Gastropoden.

- Andrussow, N.** Über einige Neritiniden aus neogenen Ablagerungen des pontocaspischen Gebietes. *Verh. russ. kais. mineral. Ges. St. Petersburg*, 2. Serie, 49 1912. S. 1—17. Taf. 1 u. 2. (Russisch.)
- Bajarunass, M. W.** Unteroligocaen-Ablagerungen des Mangyschlaks. *Verh. kais. russ. mineral. Ges. St. Petersburg*, 2. Serie, 49 1912. S. 19—68. Taf. III. (Russisch.)
- Boury, E. de.** Catalogue raisonné de la Collection de *Scalaria* vivants et fossiles du Muséum de Paris. *Nouv. Arch. du Mus., Mém.* 4 1912. S. 209—266. Taf. 12—16.
- Description de *Scalidae* nouveaux ou peu connus. *Journ. Conchyl.* 60. Paris 1913. S. 169—196. Taf. 8.

- Boussac, J.** Essai sur l'Evolution des Cérithidés dans le mésonummulitique du Bassin de Paris. *Annales Hébert*. Paris 1912.
- Korn, J.** Über einen interglazialen Süßwasserkalk von Vevais bei Wriezen. *Jahrb. kgl. preuß. geol. Landesanst.* 33, Teil II. Berlin 1913. S. 41—48. Taf. 3.
- Odhner, N. H.** *Ptisanula limnœoides*, a new fossil and recent Ophisthobranchiate Mollusk. *Geol. Föreningens Sterkholm Förhandl.* 35 1913. S. 329—332. 4 Textf.
- Pritchard, G. B.** A Revision of the fossil Volutes of the Table Cape Beds, Tasmania, with Descriptions of New Species and Varieties. *Proc. Roy. Soc. Victoria* 26 (N. S.) 1913. S. 192—201. Taf. 20—21.
- Scupin, H.** Die Löwenburger Kreide und ihre Fauna. *Palaeontographica Suppl.* 6 1912—1913. 275 S. 15 Taf. u. 50 Textf.

c) Cephalopoden.

- Buckman, S.** Yorkshire type Ammonites. Part VII. London 1912. 9 Taf. m. Beschreibung.
- Yorkshire type Ammonites. Part X. London 1913. 9 Taf. m. Beschreibung.
- The "Kelloway Rock" of Scarborough. *Quarter. Journ. Geol. Soc.* 69 1913. S. 152—168.
- Yorkshire type Ammonites. Part XI. London 1913. Taf. 84—90 m. Beschreibung.
- Douvillé, R.** Esquisse d'une classification phylogénique des Oppelidés. *Bull. soc. géol. France*, 4. série, 13 1913. S. 56—75. 8 Textf.
- Ammonites nouvelles ou peu connus. *Compte rendu Séances Soc. Géol. de France*. 1913. S. 185—187.
- Dybczyński, T.** Les amonites du Dévonien supérieur de Kielce en Pologne. Note prélim. *Kosmos Lemberg* 38 1913. H. 2—5. (Poln. franz. Res.)
- Fucini, A.** Lo Sciar muziano superiore nella valle del Fiastrone presso Bolognola. *Boll. S. geol. it.* 30. S. 843—848. 1 Textf.
- Haas, O.** Die Fauna des mittleren Lias von Ballino in Südtirol. II. Teil. (Cephalopoden und Schlußbetrachtungen.) *Beitr. Pal. u. Geol. Öst.-Ung.* 26 1913. S. 1—161. Taf. 3—9.
- Hoffmann, G.** Stratigraphie und Ammoniten-Fauna des Unteren Doggers in Sehnde bei Hannover. Stuttgart 1913. 202 S. 18 Taf. 133 Textf.
- Kilian, M. W.** Sur un nouveau gisement dans le Paléocrétacé de Provence. *C. R. Séances Soc. géol. France*. 1913. S. 133—135.
- und **Reboul, P.** Sur quelques *Holcodiscus* nouveaux de l'Hauterivien de la Bégue par la Palud (Basses-Alpes). *Comptes rendus Assoc. franç. pour l'Avancement des Sciences*. 1912. 3 S. Taf. 1.
- Meister, E.** Über den Lias in Nordanatolien nebst Bemerkungen über das gleichzeitig vorkommende Rotliegende und die Gosaukreide. *N. Jahrb. f. Min. etc.*, B.-Bd., 35 1913. S. 499—548. Taf. 20, 21. 5 Textf.
- Nowak, J.** Untersuchungen über die Cephalopoden der oberen Kreide in Polen. III. Teil. *Bull. Acad. Sci. Cracovie. C., Série B.*, 1913. S. 335—415. Taf. 40—45. 1 Textf.

- Pia, J. v.** Über eine mittelliassische Cephalopodenfauna aus dem nordöstlichen Kleinasien. Ann. k. k. naturh. Hofmus. **27** 1913. S. 335—388. Taf. 13—15. 7 Textf.
- Renz, C.** Neue Arten aus dem Clymenienkalk von Ebersdorf in Schlesien. Jahrb. kgl. preuß. geol. Landesanst. **34** 1913. S. 99—129. Taf. 8.
- Salfeld, H.** Certain Upper Jurassic Strata of England. Quart. Journ. Geol. Soc. **69** 1913. S. 423—432. Taf. 41—42.
- Die Gliederung des oberen Jura in Nordwesteuropa von den Schichten mit *Perisphinctes Martelli* Öppel an aufwärts auf Grund von Ammoniten. Mit vergleichend-stratigraphischen Bemerkungen über den oberen Jura Süddeutschlands, der Schweiz, Mittel- und Südfrankreichs, alpiner Gebiete, Pommerns und Rußlands. N. Jahrb. für Min. etc. **37** 1913. S. 125—246. 2 Tabellen.
- Schwetzkoff, M.** Les Bélemnites infracrétacées de l'Abkhasie. Annuaire Géol. et Min. de la Russie **15**. Novo-Alexandria 1913. S. 43—74. Taf. 2—5.
- Simionescu, J.** Les Ammonites triassiques de Hagighiol. Rumänischer Text, franz. Résumé. Studii geol. și paleont. diu Dobrogea **6**. Bukarest 1913. S. 271—370. 77 Textf. 9 Taf.
- Soergel, W.** Lias und Dogger von Jeffbie und Fialpopo (Misólarchipel). N. Jahrb. für Min. etc., B.-B., **36** 1913. S. 586—650. Taf. 21—24. 12 Textf.
- Sokolov, D. N.** Zur Ammonitenfauna des Petschoraschen Jura. Mém. Com. Géol. St. Petersburg, Nouv. série **76** 1912. 49 S. 3 Taf.
- Thompson, Ch.** The derived Cephalopoda of the Holderness Drift. Quarter. Journ. Geol. Soc. **69** 1913. S. 169—183.
- Toni, A. de.** Sulla fauna triasica di Valdepena. Atti dell' Acc. Scient. Trent. Istriana, terza-ser. **6**. Padua 1912.
- Vadász, M. E.** Liasfossilien aus Kleinasien. Mitt. a. d. Jahrb. kgl. ung. geol. Reichsanst. **31** 1913. S. 59—82. 1 Taf. 6 Textf.

9. Würmer und Arthropoden.

- Andrée, K.** Weiteres über das carbonische Arthrostraken-Genus *Arthropleura* Jordan. Palaeontographica **60** 1913. S. 295—310. Taf. 23.
- Über *Anthrachophrynus tuberculatus* nov. gen. nov. spec. aus dem produktiven Karbon von Dudweiler im Saarrevier, nebst einer Liste der bisher im Karbon Deutschlands gefundenen Arachnoideenreste. Jahresber. u. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N. F., **3** 1913. S. 89—93. 2 Textf.
- Barton, D. C.** A new genus of the cheiruridae, with Descriptions of thom new species. Bull. Mus. Comparat. zoology. Harvard College **54** 1913. S. 549—556. 1 Taf.
- Boehm, J.** *Callianassa Burckhardti* n. sp. nebst einer Zusammenstellung der fossilen Arten der Gattung *Callianassa*. Monatsber. D. geol. Ges. **63** 1911. S. 37—46. 1 Textf.
- Bonnema, J. H.** De stand der schalen van *Beyrichia tuberculata* Klöden sp. Koninkl. Akad. van Wetensch. te Amsterdam **22** 1913. S. 117—124. 8 Textf.

- Calvert, Ph. P.** The fossil Odonate *Phenacolestes*, with a discussion of the venation of the legion *Podagrion* Selys. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia* **65** 1913. S. 225—272. Taf. 14.
- Cantrill, T. C.** *Estheria* in the Bunter of South Staffordshire. *Geol. Mag.* Dec. V **10** 1913. S. 518—519.
- Cockerell, T. D. A.** Some fossil insects from Florissant, Colorado. *Proc. U. S. Nat. Mus.* **44** 1913. S. 341—346. 1 Taf. 3 Textf.
- Two fossil insects from Florissant, Colorado, with a discussion of the venation of the Aeshnine dragon flies. *Proc. U. S. Nat. Mus.* **45** 1913. S. 577—583.
- Franceschi, D.** Un ragno fossile del Terziario Veneto. *Riv. ital. di Paleont.* Parma **19** 1913. S. 59—68. Taf. 2.
- Groth, J.** Sur quelques Trilobites du Dévonien de Bolivie. *Bull. soc. géol. France*, 4^e série, **12** 1912. S. 605—608. Taf. 18—19.
- Hadding, A.** Släktet *Telephus* Barr. *Geol. Fören. Förhandl.* (Stockholm) **35** 1913. S. 25—50.
- Illing, V. C.** Notes on certain Trilobites found in the Stockingford Shales. *Geol. Mag. new series* Dec. V **10** 1913. S. 452.
- Kindle E. M.** The onondaga Fauna of the Alleghenny region. *U. S. Geol. Survey Bull.* **508** 1912. S. 1—116. 13 Taf.
- Kozłowski, R.** Fossiles dévoniens de l'État de Paraná (Brésil). *Ann. de Paléont.* **8** 1913. S. 105—123. Taf. 13.
- Meissner, O.** Fossile Insekten. *Soc. Entomologica* **27**. S. 34—35.
- Paoli, G.** Rivista degli insetti fossili. „*Redia*.“ *Giorn. di Entomologia* Florenz **9** 1913. S. 1—58. 37 Textf.
- Petrunkévitch, A.** A monograph of the terrestrial palaeozoic Arachnida of North America. *Trans. of the Connect. Acad. of Arts and Sciences* **18** 1913. S. 1—137. 13 Taf. 88 Textf.
- Raymond, P. E.** Some changes in the names of genera of trilobites. *Ottawa Naturalist* **26** 1913. S. 137—142.
- und **Barton, D. C.** A revision of the american species of *Ceraurus*. *Bull. Mus. Comparat. zoology.* **54** 1913. S. 525—543. 2 Taf.
- Stierlin, K.** Beiträge zur Kenntnis des Wellenkalkes im südlichen Breisgau. *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.* **20** 1913. S. 47—58. Taf. 1.
- Wade, A.** The Llandovery and associated rocks of North Eastern Montgomeryshire. *Quart. Journ. of the Geol. Soc.* **67** 1911. S. 415—459. Taf. 33—36.
- Walcott, Ch. D.** Cambrian Geology and Paleontology. II, 9. New York. Potsdam-Hoyt Fauna. *Smiths. misc. coll.* **57** 1912. S. 249—304. Taf. 37—49.
- Wickham, H. F.** Fossil Coleoptera from Florissant in the United States National Museum. *Proc. U. S. Nat. Mus.* **45** 1913. S. 283—303. 5 Taf.
- Withers, T. H.** Some early fossil Cirripedes of the genus *Scalpellum*. *Proc. zool. Soc. London* 1912. S. 528—539. 1 Textf.
- Woodward, H.** The Position of the Merostomata. *Geol. Mag.* **10** 1913. S. 293—300. 2 Textf.
- *Rochdalia Parkeri*, a new Branchiopod Crustacean from the Middle Coal-measures of Sparth, Rochdale. *Geol. Mag. Decade V* **10** 1913. S. 352—356. 2 Textf.

10. Wirbeltiere.

- Abel, O.** Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1913. Gr.-8°. 720 S. 470 Textf.
- Verfehlte Anpassungen bei fossilen Wirbeltieren. Zoolog. Jahrb. Festschrift für Spengel 1 1912. S. 597 ff.
- Broom, R.** A Review of recent advances in South African Vertebrate Paleontology. Am. Journ. Sc. 35 1913. S. 574—576.
- Delage, M. A.** Empreintes de pieds de grands Quadrupèdes dans le Permien inférieur de l'Hérault. Mém. Acad. Sci. et Lettr. de Montpellier, 2. série, 4 1912. S. 221—267. 8 Taf.
- Eaton, G. F.** Vertebrate remains in the Cuzco Gravels (Peru). Americ. Journ. Science 36 1913. S. 3—14. 6 Textf.
- Lambe, L. M.** The past vertebrate life of Canada. Trans. Roy. Soc. Canada. Third series 5 1911. Sec. 4.
- Williston, S. W.** American Permian Vertebrates. Chicago-Illinois 1913. 228 S. Viele Abb.

11. Fische.

- Broom, R.** On some fossil fishes in the collection of the Albany Museum. Rec. Albany Mus. 2 1913. S. 391—393. Taf. 28.
- Deeke, W.** Paläontologische Betrachtungen: IV. Über Fische. N. Jahrb. f. Min. etc. 1913. Teil 2. S. 69—92.
- D'Erasmo, G.** Il Saurorhamphus Freyeri Heckel degli Scisti bituminosi cretacei del Carso triestino. Boll. Soc. adriatica Sc. nat. Triest 26 1912. S. 45—88. 2 Taf. 15 Textf.
- Frost, G. A.** The internal cranial elements and foramina of Dapedius granulatus, from a specimen recently found in the Lias at Charmouth. Quart. Journ. Geol. Soc. 69 1913. S. 219—222. 2 Textf.
- Gemmellaro, M.** Ittiodontoliti del calcare asphaltifero de Ragusa. Giorn. Sc. Nat. ed Econ. Palermo 30. 38 S. 3 Taf.
- Jordan, D. St., u. Beal, C. H.** Supplementary notes on fossil Sharks. University Californ. Publications. Bull. Dep. Geol. 7 1913. S. 243—256. 1 Textf.
- Karpinsky, A.** On Helicoprion and other Edestidae. Verh. kais. russ. mineral. Ges. St. Petersburg, 2. Serie, 49 1912. S. 69—94. 6 Textf.
- Leriche, M.** Les Poissons paléocènes de Laudana (Congo), les gisements de Poissons paléocènes et éocènes de la côte occidentale d'Afrique. Ann. Mus. du Congo Belge 3, 1, 1913. S. 66—91. Taf. 8—12. 6 Textf.
- Preobrajensky, J. A.** Über einige Vertreter der Familie der Psammosteidae. Sitzungsber. Nat. Ges. Jerjew 1911.
- Stefano, G. de.** La ittiofauna del mare pliocenico italiano. Rev. ital. di Paleont. Parma 1912. Fasc. II—III. S. 74—82.

12. Amphibien und Reptilien.

- Andrews, C. W.** On the skull and part of the skeleton of a crocodile from the middle Purbeck of Swanage, with a description of a new species (*Pholidosaurus laevis*) and a note on the skull of *Hylaeochampsia*. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8 11 1913. S. 485—494. 2 Fig. Taf. 8.

- Broom, R.** On some new fossil Reptiles from the Permian and Triassic beds of South Africa. *Proc. Zool. Soc. London* 1912. S. 859—876. 4 Taf.
- On the structure of the internal ear and the relations of the basicranial nerves in *Dicynodon*, and on the Homology of the Mammalian auditory ossicles. *Proc. Zool. Soc. London* 1912. S. 419—426. 1 Taf. 1 Textf.
- On four new fossil reptiles from the Beaufort Series, South Africa. *Rec. Albany Mus.* 2 1913. S. 397—401.
- Note on *Mesosuchus Browni* and a new South African *Pseudosuchian* (*Euparkeria Capensis*). *Rec. Albany Mus.* 2 1913. S. 394—396.
- On the South-African *Pseudosuchian Euparkeria* and Allied Genera. *Proc. Zool. Soc. London* 1913. S. 619—633. Taf. 75—79.
- Borisiak, A. A.** Über die Reste eines Krokodiles aus der oberen Kreide der Krim. *Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersburg* 6 1913. S. 555—558. 1 Textf. (Nur russisch.)
- Dollo, L.** *Podocnemis Congolensis*, tortue fluviatile nouvelle du Montien (Paléocène inférieure) du Congo et l'évolution des Chéloniens fluviatiles. *Ann. Mus. du Congo Belge* 3, 1, 1913. S. 47—65. Taf. 7.
- D'Erasmus, G.** Il *Saurorhamphus Freyeri* Heckel degli Scisti bituminosi cretacei del Carso triestino. *Boll. Soc. Adriatica Sc. nat. Trieste* 26 1912. S. 45—88. 2 Taf. 15 Textf.
- Fabiani, R.** Il tipo del *Crocodylus vicetinus* Liroy. *Mem. Ist. Geol. Univ. Padua* 1 1912. S. 197—216. 1 Taf.
- Fraas, E.** Neue Labyrinthodonten aus der schwäbischen Trias. *Palaeontographica* 60 1913. S. 275—294. Taf. 16—22. 5 Textf.
- Gidley, J. W.** A recently mounted *Zeuglodon* skeleton in the United States National Museum. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 44 1913. S. 649—654. Taf. 81 u. 82. 3 Textf.
- Gilmore, C. W.** The mounted skeletons of *Camptosaurus* in the United States National Museum. *Proc. U. S. National Mus.* 41 1912. S. 687—696. Taf. 55—61.
- A new Dinosaur from the Lance Formation of Wyoming. *Smiths. Misc. Coll.* 61 1913. No. 5. 5 S. 5 Textf.
- Gregory, W. K.** Homology of the "Lacrima" and of the "Alisphenoid" in recent and fossil Reptiles. *Bull. Geol. Soc. America* 24 1913. S. 241—246.
- Hennig, E.** Lebensverhältnisse der Dinosaurier. *S. Ber. u. Abh. Isis* 1913. S. 96—100.
- Hoepen, E. C. N. van.** Bijdragen tot de Kennis der Reptilien van de Karooformatie. 1. De Schedel van *Lystrosaurus latirostris* Owen. *Ann. Meddelinger of the Transvaal Mus.* 4 1913. No. 2. S. 1—46. 4 Doppeltaf. 2 Textf.
- Hooley, B. W.** On the skeleton of *Ornithodesmus latidens*; au *Ornithosaurus* from the Wealden Shales of Atherfield (Isle of Wight). *Quart. Journ. Geol. Soc.* 69 1913. S. 372—422. Taf. 36—40.
- Huene, F. v.** Das Hinterhaupt von *Dimetrodon*. *Anatom. Anz.* 43 1913. S. 519—522. 4 Textf.
- Über *Lysorophus* aus dem Perm von Texas. *Anat. Anz.* 43 1913. S. 389—396. 2 Textf.

- Jaekel, O.** Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. *Pal. Zeitschr.* **1** 1913. S. 155—160. Taf. 3.
- Koken, E., u. Linder, H.** Osteologische Notizen über *Muraenosaurus*. *N. Jahrb. f. Min. etc.* **1** 1913. S. 101—115. Taf. 10. 11 Textf.
- Kremmling, W.** Beitrag zur Kenntnis von *Rhamphorrhynchus Gemmingi* H. v. Meyer. *Nova Acta der kais. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf.* **96** 1913. S. 349—368. Taf. 6. 1 Textf.
- Lambe, L. M.** The manus of *Trachodon*. *Ottawa Naturalist.* **37** 1913. S. 21—25. 3 Taf.
- Linder, H.** Beiträge zur Kenntnis der Plesiosaurier-Gattungen *Peloneustes* und *Pliosaurus*. *Geol. Pal. Abh., N. F.,* **11** 1913. 73 S. 4 Taf. 40 Textf.
- Misuri, A.** Sopra un nuovo Trionichide dell' arenaria miocenica del Bellunese (*Trionyx bellunensis* Dal Piaz in sch.). *Perugia* 1911. 2 Taf.
- Riggs, E. S.** New or little Known Titanotheres from the Lower Uintah Formations. With notes on the stratigraphy and distribution of fossils. *Field Mus. of Nat. Hist. Chicago* **4**, No. 2, 1912. 41 S. 12 Taf. 2 Textf.
- Schroeder, H.** Ein Stegocephalen-Schädel von Helgoland. *Jahrb. kgl. preuß. geol. Landesanst.* **33** 1912. Teil II. S. 222—264. Taf. 15—21. 1 Textf.
- Schwarz, E. H. L.** Note on South African cretaceous Dinosaurs. *Geol. Mag.* 1913. S. 263—264.
- Simionescu, J.** *Megalosaurus* aus der Unterkreide der Dobrogea (Rumänien). *Centralbl. f. Min. etc.* 1913. S. 686—687. 1 Textf.
- Simonelli, V.** Sopra un avanzo di Ittiosauro trovato nell' Appennino bolognese. *Mem. R. Acc. Sc. dell' Ist. di Bologna*, S. VI, **7** 1911. S. 367—372. 1 Taf.
- Sollas, J. B. J., u. Sollas, W. J.** A Study of the skull of a *Dictynodon* by means of Serial Sections. *Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B,* **204** 1913. S. 201—225. Taf. 17 u. 18. 9 Textf.
- Di Stefano, G.** Sul *Chelone (Euclastes) Melii* Misuri sp. del calcare miocenico Leccese. *Riv. it. di Paleont. Parma* **19** 1913. S. 17—22.
- Stromer, E.** Rekonstruktionen des Flugsauriers *Rhamphorrhynchus Gemmingi* H. v. M. *N. Jahrb. f. Min. etc.* 1913. Teil 2. S. 49—68. 3 Taf.
- Teppner, W.** Südsteirische *Trionyx*-Reste im Kärntner Landesmuseum in Klagenfurt. *Verh. k. k. geol. Reichsanst.* 1913. S. 322—332. 1 Textf.
- Versluys, J.** Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. *Zool. Jahrb.* **30** 1910. S. 177—260. Taf. 12. 25 Textf.
- Watson, D. M. S.** One some Reptilian lower Jaws. *Ann. and Magaz. Nat.-Hist., Ser. 8,* **10** 1912. S. 573—587. 6 Textf.
- One some features of the structure of the Therocephalian skull. *Ann. and Magaz. Nat.-Hist., Ser. 8,* **11** 1913. S. 65—79. 7 Textf.
- *Micropholis Stowi*, Huxley, a Temnospondylous Amphibian from South Africa. *Geol. Mag. Decade V* **10** 1913. S. 340—346. 5 Textf.
- Williston, S. W.** *Ostodolepis brevispinatus*, a new reptile from Permian of Texas. *Journ. Geol. Chicago* **21** 1913. S. 363—366. 2 Textf.
- Wiman, C.** Über das Hinterhaupt der Labyrinthodonten. *Bull. Geol. Inst. Upsala* **12** 1913. S. 1—8. 8 Textf.

13. Vögel.

- Monnier, L.** Paléontologie de Madagascar. VII. Les Aepyornis. Ann. de Paléont. 8 1913. S. 125—172. Taf. 15—21. 2 Textf.
- Versluys, J.** Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. Zool. Jahrb. 30 1910. S. 177—260. Taf. 12. 25 Textf.

14. Säugetiere.

- Allen, J. A.** Ontogenetic and other variations in Muskoxen, with a systematic review of the Muskox group, recent and extinct. Mem. Am. Mus. Nat. History n. s. 1 1913. S. 101—226. Taf. 11—18. 45 Textf.
- Antonius, O.** Equidenstudien: I. Über das Aussehen des Tarpans. Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien 63 1913. S. 235—240. 1 Textf.
- Bluntschli, H.** Die fossilen Affen Patagoniens und der Ursprung der platyrrhinen Affen. Verh. Anatom. Ges. 27 1913. S. 33—43.
- Zur Entwicklungsgeschichte platyrrhiner Affen, von Didelphys masurpialis, Tamandua bioittata und Bradypus marmoratus. Verh. d. Anatom. Ges. 27 1913. S. 196—202. 1 Taf.
- Capellini, G.** Tapiri fossili bolognesi. Mem. Acc. Sc. Ist. Bologna, Ser. 6, 8. 8 S. 2 Textf.
- Zifiidi fossili del Museo geologico di Bologna. Mem. Acc. Sc. Ist. Bologna, Ser. 6, 8. 4 S.
- Cook, H. J.** A new species of rhinoceros, Diceratherium loomoi, from the lower Miocene of Nebraska. Nebraska Geol. Survey 7 1912. part. 4. S. 29—32. 3 Textf.
- A new genus and species of rhinoceros, Epiaphelops Virgasectus, from the lower Miocene of Nebraska. Nebraska Geol. Survey 7 1912. part. 3. S. 21—22. 1 Taf.
- Delage, M. A.** Empreintes de pieds de grands quadrupèdes dans le Permien Inférieur de l'Hérault. Acad. Sciences et Lettres de Montpellier. Mém. Sect. Sciences, 2. sér., 4 1912. S. 221—267. 9 Taf.
- Dietrich, W. O.** Zur Stammesgeschichte des afrikanischen Elefanten. Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre 10 1913. S. 49—73. 7 Textf.
- Drevermann, F.** Phenacodus primaevus Cope. 44. Ber. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt 1913. S. 103—106. 1 Textf.
- Felix, J.** Vergleichende Bemerkungen zu den Mammutskeletten von Steinheim a. d. Murr (in Stuttgart) und von Borna (in Leipzig). Sitzungsber. Naturf. Ges. Leipzig 39 1913. S. 1—19. 3 Textf.
- Ferrounière, M. G.** Hipparion gracile de Christ à Martigné-Briand (Maine et Loire). Bull. Soc. Science Natur. de l'Ouest de la France. Nantes, 3. sér., 2 1912. S. 133—136. 3 Textf.
- L'Elephas meridionalis de Chatounay (Vendée). Bull. Soc. Sc. Natur. de l'Ouest de la France. Nantes, 3. sér., 2 1912. S. 149—150. 1 Textf.
- Forster-Cooper, C.** Thaumastotherium osborni, a new genus of Perissodactyles from the Upper Oligocene Deposits of the Bugti Hills of Baluchistan-Preliminary Notice. Ann. and Mag. N. H., 8. ser., 12 1913. S. 376—381. 7 Textf.

- Freudenberg, W.** *Elephas primigenius* Fraasi Dietrich und die schwäbische Hochterrasse. *Centralbl. f. Min. etc.* 1913. S. 475—480, 646—652.
- Friedenthal, A.** Ein subfossiler Edelhirsch-Fund. *Neue Baltische Weidmannsbl.* 8 1912. S. 230. 1 Abb.
- Gidley, J. W.** Preliminary report on a recently discovered Pleistocene cave deposit near Cumberland, Maryland. *Proc. U. S. National Mus.* 46 1913. S. 93—102. 8 Textf.
- Gorjanović-Kramberger.** Über fossile Rhinocerotiden Kroatiens-Slavoniens, mit besonderer Berücksichtigung des *Rhinoceros Mercki* aus Krapina. *Opera Acad. scient. et art. Slavorum meridionalium* 22 1913. S. 1—70. 13 Taf. 12 Textf. (Kroatisch, deutscher Auszug.)
- Gregory, W. K.** Relationship of the Tupaiidae and of Eocene Lemurs, especially *Notharctus*. *Bull. geol. Soc. America* 24 1913. S. 247—252.
- Hay, O. P.** The recognition of Pleistocene faunas. *Smithsonian Misc. Coll.* 59 1912. No. 20. 10 Taf.
- Notes on some fossil horses, with descriptions of four new species. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 44 1913. S. 569—594. Taf. 69—73. 28 Textf.
- Hermann, R.** Die Rhinocerosarten des westpreußischen Diluviums. Morphologisch-anatomische und biologische Untersuchungen. *Schriften d. Naturf. Ges. Danzig, N. F.* 13 1913. S. 109—174. 1 Karte. 4 Tab. 2 Taf. 21 Textf.
- Issel, A.** Alcuni mammiferi fossili del Genovesato e del Savonese. *Atti R. Acc. Lincei, Ser. 5^a, 8.* S. 38. 4 Taf.
- Khomenko, J.** La faune méotique du village Taraklia du district de Bendery. — I. Les amètres des Cervinae contemporains et fossiles. — II. Giraffinae et Carvicornia. *Annuaire Géol. et min. de la Russie. Nova-Alexandria* 15 1913. S. 107—143. Taf. 6—9.
- Kiernik, E.** Über ein *Dicrocerus*-Geweih aus Polen. *Bull. Acad. Sc. Cracovie, Ser. B,* 1913. S. 449—464. Taf. 50. 1 Textf.
- Kormos, Th.** *Sciurus gibberosus* Hofm. im Miozän Ungarns. *Földtani Közlöny. Z. d. Ung. geol. Ges. Budapest* 43 1913. S. 151—153. 1 Textf.
- Löschner, K.** Ein bei Pohlitz ausgegrabenes Skelett vom wollhaarigen Nashorn. 49./50. *Jahresber. Ges. Nat. zu Gera.* S. 108—110.
- Matthew, M. D.** The continuity of development. *Popular Science Monthly.* New York 1910. S. 473—478.
- The Ancestry of the Edentates. *Americ. Mus. Journal.* New York 12 1912. S. 300—303. 1 Taf.
- A Zalambdodont Insectivore from the Basal Eocene. *Bull. Am. Mus. Nat.-Hist.* New York 32 1913. S. 307—314.
- Certain theoretical considerations affecting phylogeny and correlation. *Bull. Geol. Soc.* New York 24 1913. S. 283—292.
- Meli, R.** Sopra alcune specie di bivalvi fossili dei dintorni di Monte S. Giovanni Campano, in provincia di Roma. *Boll. Soc. geol. ital.* 30 1911. S. 245—252.
- Notizia di una zauna e di altri resti elefantini fossili, descritti da Giambattista Passeri nel 1759, oggi conservati nella Biblioteca Oliveriana di Pesaro. *Boll. Soc. geol. it.* 30 1911. S. 895—908.

- Merriam, J. C.** Tapir remains from late cenozoic beds of the Pacific Coast region. University Californ. Publications. Bull. Dep. Geol. 7 1913. S. 169—175. 2 Textfig.
- The skull and dentition of a Camel from the Pleistocene of Rancho La Brea. Univers. of California Public. Bull. Depart. of Geol., Berkeley 7 1913. S. 305—323.
- Newton, E. T.** On the remains of *Ursus etruscus* (= *U. arvernensis*) from the pliocene deposits of Tegelen sur Meuse. Verh. Geol.-Mijub. Genootschap voor Nederlanden Koloniën Geol. Ser. 1 1913. S. 249—254. 1 Taf.
- Niezabitowski, E. L.** Szczatki mamuta (*Elephas primigenius* Blum) na Podhalu. (Poln., deutsch. Res.) Jahresber. physiogr. Komm. Acad. Wiss. Krakau 46 1912. S. 182—188. 2 Taf.
- Materialien zur Fauna der fossilen Elefanten Polens. Jahresber. physiogr. Komm. Akad. Wiss. Krakau f. 1911 46. S. 189—193. 2 Taf. (Poln., deutsches Res.)
- Über das Schädelfragment einer Rhinocerotiden (*Teleoceras ponticus*) Niez., von Odessa. Bull. Ac. des Sc. Cracovie. Cracovie 1913.
- Osborn, H. F.** Biological conclusions drawn from the study of the Titanotheres. Science, 1911.
- The continuous origin of certain unitcharacters as observed by a paleontologist. Harvey Lectures Ser. 1911—12. S. 153—204.
- Tetraplasy the law of the four inseparable factors of Evolution. Journ. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 15 1912. 275 S.
- Darwin's theory of evolution by the selection of minor saltation. Amer. Natur., 1912.
- Pohlig, H.** L'étage à *Elephas trogontherii* sur le Bas-Rhin. Bull. soc. belge. Géol. etc. Procès-Verbal. 27 1913. S. 142—147. 1 Textf.
- Prato, A. del.** Mammiferi fossili di Belvedere di Bargone (Prov. di Parma). Riv. it. di Paleont., 18, 1. S. 18—36. 1 Taf.
- Riggs, E. S.** New or little known Titanotheres from the lower Uintah formations, with notes on the stratigraphie and distribution of fossils. Field Mus. Nat. Hist., Pub. 159. Geol. ser., 4 1912. S. 17—41. 9 Taf.
- Soergel, W.** *Elephas trogontherii* Pohl. und *Elephas antiquus* Falc., ihre Stammesgeschichte und ihre Bedeutung für die Gliederung des deutschen Diluviums. Palaeontographica 60 1913. S. 1—114. Taf. I—III. 8 Tab. 14 Textf.
- Stefano, G. de.** Studio sopra due forme del genere *Bos* Linneo attribuite al quaternario dell' isola di Pianosa. Boll. Soc. geol. it. 32 1913. Mém. S. 49—100. 2 Taf.
- Stromer, E.** Mitteilungen über die Wirbeltiere aus dem Mittelpliocän des Natrontales (Ägypten). 1. Affen. 2. Raubtiere. Z. d. d. g. G., Abh., 65 1913. S. 350—372. Taf. 7—9.
- Teppner, W.** *Ursus arctos*. Mitt. f. Höhlenkunde 6 1913. 4 S. 7 Textf.
- Ziegler, H. E.** Die Gehirne der Säugetiere. Naturwiss. Wochenschrift, Neue Folge, 12 1913. S. 577—583. 17 Textf.
- Zuffardi, P.** L'*Elephas antiquus* Falc. nella filogenesi delle norme elefantine fossili. Rend. Acc. Lincei 21 1912. Serie 5^a. Teil 2. S. 298—304.

15. Mensch.

- Boule, M.** L'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints (suite). *Annales de Paléontologie* 8 1913.
- Dewey, H.** The Raised Beach of North Devon: its relation to others and to Palaeolithic Man. *Geol. Mag. Dec. V.* 10 1913. S. 154—163.
- Fischer, E.** Fossile Hominiden. *Handw. d. Naturw.* 4 1913. S. 332—360. 22 Textfig.
- Horst, M.** Die „natürlichen“ Grundstämme der Menschheit. *Beitr. zur Rassenkunde* 12 1913.
- Grundlinien der künftigen Menschenkunde. *Polit.-Anthropol. Rev.* 12 1913. S. 141—151.
- Gorjanović-Kramberger.** Leben und Kultur des diluvialen Menschen von Krapina in Kroatien. *Opera Acad. scient. et art. Slavorum meridionalium* 23 1913. S. 1—54. 15 Taf. 15 Textf. (Kroatisch, deutscher Auszug.)
- Hrdlička, A.** Early man in South America. *Smithson. Inst. Bureau of Amer. Ethmol. Bull.* 52. Washington, 1912.
- Keith, A.** The Piltdown Skull and Brain Cast. *Nature* 92 1913. No. 2294. S. 197—199. 3 Textf. S. 345—346, 2 Textf.
- Klaatsch, H. u. Hauser, O.** Homo mousteriensis Hauseri. Ein altdiluvialer Skelettfund im Departement Dordogne und seine Zugehörigkeit zum Neandertaltypus. *Arch. f. Anthropol., Neue Folge*, 7, 4. Heft. S. 287—297. 1 Taf. 10 Textf.
- Knoop, L.** Über eine steinzeitliche Grabstelle bei Seinstedt im Kreise Wolfenbüttel. *Korr. deutsch. Ges. für Anthropol. usw.* 44 1913. S. 42—44. 5 Textf.
- Löscher, K.** Der diluviale Mensch in unserer Gegend. 49./50. Jahresber. *Ges. Nat. zu Gera.* S. 71—80.
- Sabotta, J.** Die neuesten Ergebnisse der Paläontologie des Menschen und das Abstammungsproblem der heutigen Menschenrassen. *Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg, N. F.*, 41.
- Schenek, A.** La suisse préhistorique. Le Paléolithique et le Néolithique. 8°. Lausanne 1913. 632 S. 20 Taf. 170 Textf.
- Schliz, A.** Die diluvialen Menschenreste Deutschlands. In: R. R. Schmidt: Die diluviale Vorzeit Deutschlands. Stuttgart 1913. S. 234—256. Taf. 44—47. Textf. 110—139.
- Schwalbe, G.** Studien zur Vorgeschichte des Menschen. Stuttgart 1913. gr. 8°. 228 S. 4 Taf. 62 Textf.
- Über Darwins Werk: Die Abstammung des Menschen. Stuttgart 1913. gr. 8°. 32 S.
- Sergi, G.** Le origini umane. *Fac. Bocca.* Turin 1913. S. XI—202.
- Scoperta di un nuovo fossile umano. *Riv. di Anthropologia* 17 1912. S. 501—503.
- Intorno all'uomo pliocenico in Italia. Revisione degli avanzi umani fossili scoperti nel pliocene inferiore a Castenedolo presso Brescia. *Riv. di Anthropologia* 17 1912. S. 199—216.
- Fatti e ipotesi su l'origine dell'uomo. *Riv. di Anthropologia* 17 1912. S. 339—355.

- Smith, G. E.** The Piltdown Skull and Brain Cast. "Nature" London **92** 1913. S. 318—319. 1 Textf.
- Waterston, D.** The Piltdown Mandible. "Nature" London **92** 1913. S. 319. 3 Textf.
- Woodward, A. S.** Note on the Piltdown Man (*Eoanthropus Dawsoni*). Geol. Mag. New-Series Dec. V. **10** 1913. S. 433—435. Taf. XV.

16. Pflanzen.

- Arber, E. A. N.** On the structure of *Dadoxylon Kayi*, sp. nov. from the Halesowen Sandstone at Witley (Worcestershire). Quart. Journ. Geol. Soc. **69** 1913. S. 454—458. 4 Textf.
- A preliminary Note on the Fossil Plants of the Mount Potts Beds, New Zealand, Collected by Mr D. G. Lillie, Biologist to Captain Scott's Antarctic Expedition in the "Terra Nuova". Proceeding Roy. Soc. London **B86** 1913. S. 344—347. 1 Taf. 7 Textf.
- Bancroft, Nellie.** On some Indian Jurassic Gymnosperms "*Rhexoxylon africanum*, a new Medullosean Stem". Trans. Linnean Soc. London 2. ser. **8** 1913. S. 69—103. 5 Taf. 1 Textf.
- Berry, E. W.** A fossil flower from the Eocene. Proc. U. S. Nat. Mus. **45** 1913. S. 261—263. Taf. 21.
- Breitenbach, W.** Die Stammesgeschichte der höheren Pflanzen. „Neue Weltanschauung“ 3. Heft. 1913.
- Brenchley, W. E.** On branching Specimens of *Lyginodendron oldhamium* Will. Journ. Linn. Soc. London **41** No 282. 1913. S. 349—356. 5 Textf.
- Carpentier, A.** Empreintes végétales du Calcaire de Bachant. Soc. géol. du Nord. Annales **42** 1913. S. 101—106. 1 Textf.
- Cockerell, T. D. A.** Fossil Flowers and Fruits III. *Torreya* **13** 1913. S. 75—77. Textfigs. 1, 2.
- Compter, G.** Fossile Hölzer aus dem Diluvium von Apolda. Z. f. Naturw. Halle **83** (1911) 1912. S. 405—422.
- Fraine, E. de.** Structure and Affinities of *Sutcliffia*. Ann. of Botany **26** No. 104.
- Derby, O. A.** Observations on the Stem Structure of *Psaronius Brasiliensis*. Am. Journ. of Science **36** 1913. S. 489—497. 3 Textf.
- Fritel, P. H.** Sur une plante fossile nouvelle des calcaires marneux du Bois d'Asson (Basses Alpes) et sur un fruit de Nymphéacée du même gisement. Bull. soc. géol. France 4^e série **12** 1912. S. 643—648. Taf. 22. 3 Textf.
- Garwood, E. J.** The British Association at Birmingham. Section C. Geology. Nature **92** 1913. No. 2291. S. 111—121.
- On the important part played by Calcareous Algae at certain Geological Horizons, with Special Reference to the Palaeozoic Rocks. Geol. Mag. new series Dec. V **10** 1913. S. 440—446, 490—498.
- Goode, R. H.** On the fossil flora of the Pembrokehire portion of the South Wales Coalfield. Quart. Journ. Geol. Soc. **69** 1913. S. 252—279. Taf. 27—30. 2 Textf.

- Gordon, M. T.** On *Rhetinangium arberi*, a new genus of Cycadofilices from the Calcliferous Sandstone Series. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 48 1913. 3 Taf.
- Gothan, W.** Einige bemerkenswerte neuere Funde von Steinkohlenpflanzen in der Dortmunder Gegend. Verh. Naturh. Ver. der preuß. Rheinl. u. Westf. 69 1912. S. 240—253. Taf. 3—5.
- Halle, T. G.** On upright Equisetites Stems in the Oolitic Sandstone in Yorkshire. Geological Magazine 10 1913. S. 3—7. 1 Taf. 2 Textf.
- Hinde, G. T.** On *Solenopora garwoodi* sp. nov., from the Lower Carboniferous in the North-West of England. Geological Magazine, Decade 5, 10 1913. S. 289—292. 1 Taf.
- Holden, Ruth.** Some Fossil Plants from Eastern Canada. Annals Botany 27, No. 106. 1913. S. 243—255. 2 Taf.
- Contributions to the Anatomy of Mesozoic Conifers. No. 1. Jurassic Coniferous Woods from Yorkshire. Annals of Botany 27, No. 107. 1913. S. 534—545. 2 Taf.
- Hollick, A.** Additions to the paleobotany of the Cretaceous formation on Long Island, No. III. New York Bot. Garden, Bull. 8 1912. S. 154—170. 9 Taf.
- Huth, W.** Beiträge zur Kenntnis der Carbongattung *Mariopteris* und ihrer Arten. Z. d. d. g. G. Monatsber. 65 1913. S. 372—387. 1 Tab. 1 Textf.
- Johnson, T.** On *Bothrodendron* (*Cyclostigma*) *Kiltorkense*. Sci. Proceed. Roy. Dublin Soc. 13 1913. S. 500—528. 7 Taf. 7 Textf.
- Jongmans, W. J.** *Sphenophyllum charaeforme* nov. spec. Ann. k. k. nat. Hofmuseum 26 1912. S. 449—450. 1 Taf. 4 Textf.
- Die paläobotanische Literatur. Bd. III. Die Erscheinungen der Jahre 1910 und 1911 und Nachträge für 1909. Jena 1913. 570 S. 8^o
- Kindle, E. M.** Fossilization of Palaeozoic Lycopods. Geol. Mag. Decade V 10 1913. S. 337—340. Taf. XI. 1 Textf.
- Kish, Mabel H.** The physiological Anatomy of the Periderm of fossil Lycopodiales. Annals Botany 27, No. 106, 1913. S. 281—320. 1 Taf. 27 Textf.
- Knowlton, F. H.** Description of a new fossil fern of the genus *Gleichenia* from the Upper Cretaceous of Wyoming. Proc. U. S. Nat. Mus. 45 1913. S. 555—558. Taf. 44.
- Kräusel, R.** Beiträge zur Kenntnis der Hölzer aus der schlesischen Braunkohle. I. Teil. Inaug.-Diss. Breslau 1913.
- Krasser, F.** *Williamsonia* in Sardinien. Sitzber. k. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl. Wien 121 1912. S. 943—973. 2 Taf. 1 Textf.
- Kryštofovič, A.** Mesozoic plant-remains from the Eastern Ural. (Russisch, Engl. Résumé.) Bull. com. géol. St. Pétersbourg 31 1912. S. 489—497. 1 Taf.
- Lück, H.** Beitrag zur Kenntnis des älteren Salzgebirges im Berlepsch-Bergwerk bei Staßfurt nebst Bemerkungen über die Pollenführung des Salztones. Inaug.-Diss. Leipzig 1913. 32 S. 61 Abb.
- Meyer, H. L. F.** Kalkalgen im Wellenkalk der Rhön. Centralbl. f. Min. etc. 1913. S. 402—404.
- Potonié, H.** Abbildung und Beschreibungen fossiler Pflanzenreste. Lief. 8, Nr. 141—160, 1912. Lief. 9, Nr. 161—180, 1913. Kgl. preuß. geol. Ldst.

- Principi, P.** Alcune osservazioni sulle dicotiledoni fossili del giacimento oligocenico di S. Giustina. *Atti Soc. Ital. Progresso Scienze* **6**. 4 S.
- Salisbury, E. J.** Methods of Palaeobotanical Reconstruction. *Annals Botany* **27**, No. 106, 1913. S. 273—279. 1 Textf.
- Schulze, E.** Literatur über die triadische Pflanzengattung *Pleuromeia*. *Zeitschr. f. Naturw. Leipzig* **82** 1912. S. 135—139.
- Seward, A. C.** A Contribution to our knowledge of Wealden Floras, with especial reference to a Collection of Plants from Sussex. *Quart. Journ. Geol. Soc. London* **69** 1913. S. 85—116. 4 Taf. 6 Textf.
- A British fossil *Selaginella*. *New Phytologist* **12**, Nr. 3, 1913. S. 85—89. 1 Taf.
- and **Bancroft, N.** Jurassic plants from Cromarty and Sutherland, Scotland. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* **48** 1913. S. 867—888. 2 Taf. 6 Textf.
- Silvestri, A.** Sulla vera natura del *Palaeodictyon*. *Boll. Soc. geol. ital.* **30** 1911. S. 85—106. 2 Taf. 2 Textf.
- Solms-Laubach, H. zu.** *Tietea singularis*, ein neuer fossiler Pteridinenstamm aus Brasilien. *Zeitschr. f. Botanik* **5** 1913. S. 673—700. Taf. 6 u. 7.
- Stark, P.** Pflanzenfunde im Buntsandstein bei Durlach. *Jahresber. Mitt. oberrhein. geol. Ver. (n. F.)* **3**, Heft 2, 1913. S. 28—31.
- Thomas, H. H., and Lane, G. J.** The fossil flora of the Cleveland district of Yorkshire: I. The flora of the Marske Quarry. *Quart. Journ. Geol. Soc.* **69** 1913. S. 223—251. Taf. 23—26. 5 Textf.
- Thomas, H. Hamshaw.** On some new a rare Jurassic Plants from Yorkshire: *Eretmophyllum*, a new type of Ginkgoalian leaf. *Proc. Cambridge Philos. Soc.* **17** 1913. S. 256—262. 2 Taf.
- The Jurassic Plant Beds of Roseberry Topping. *The Naturalist* No. 676 1913. S. 198—200.
- Wangerin, W.** Die Flora der Eiszeit in Deutschland und ihre Beziehungen zur Flora der Gegenwart. *Aus der Heimat* **26**. Stuttgart 1913. S. 81—90. 4 Textf.
- Wetzel, W.** Über ein Kieselholzgeschiebe mit *Teredonen* aus den Holtenauer Kanalaufschlüssen. *Jahrb. Nieders. geol. Ver. Hannover* **6** 1913. S. 21—59. 3 Taf.
- White, D.** A new fossil plant from the State of Bahia, Brazil. *Am. Journ. Sc.* **35** 1913. S. 633—636. 3 Textf.
- Wieland, G. R.** The Liassic Flora of the Mixteca Alta of Mexico, — its Composition, Age, and Source. *American Journ. sci. New Haven* **36** 1913. S. 251—281.
- Zalessky, M. D.** Sur le *Cordaites aequalis* Göppert sp. de Sibérie et sur son identité avec la *Noeggerathiopsis Hislopi* Bunbury sp. de la flore du Gondwana. *Mém. com. géol. St. Petersburg. nouv. série* **86** 1912. 43 S. 7 Taf.

17. Problematica.

- Felix, J.** Über ein cretaceisches Geschiebe mit *Rhizocorallium* Gläseli n. sp. aus dem Diluvium bei Leipzig. *Sitzber. Naturf. Ges. Leipzig* **39** 1913. S. 19—27. Taf. I.

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

von Prof. Dr. phil. et med. **Erwin Baur.** Mit 89 Textfiguren und 9 farbigen Tafeln. Gebettet 8 M., 50 Pf., geb. in Ganzleinen 10 M.

In den letzten Jahren hat sich die Vererbungslehre in ganz erstaunlicher Weise entwickelt. Dank der experimentellen Arbeit, die auf diesem Gebiete in großem Umfange eingesetzt hat, haben wenige Jahre einen größeren Fortschritt gebracht als vorher Jahrhunderte. Wohl nur sehr wenige Biologen waren und sind imstande, diese Literatur zu verfolgen; die neue Wissenschaft ist vielen Zoologen und Botanikern über den Kopf gewachsen.

Die Herausgabe eines Lehrbuches der experimentellen Vererbungslehre, das jedem einigermaßen naturwissenschaftlich vorgebildeten Leser verständlich ist, erschien deshalb als eine dankbare zeitgemäße Aufgabe.

Besondere Berücksichtigung ergab die illustrative Ausstattung des Buches. Die neun farbigen Tafeln sind sämtlich, die zahlreichen Textfiguren zum allergrößten Teile Originale. Im Verhältnis zu dem Gebotenen ist der Preis in außerordentlich mäßiger und darauf berechnet, daß das Werk großen Absatz findet.

Ausführliche Prospekte kostenfrei

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

Inhaltsverzeichnis von Heft 4 Bd. 11

Abhandlungen

Seite

- Crates, R. R.: Breeding experiments which show that hybridisation
 and introgression are reciprocal processes. 280—287
- Gröschelicht, R. und Poppelbaum, H.: Erblichkeitsstudien an
 Schnettlingen II. Weitere Untersuchungen über die Ver-
 erbung der sekundären Geschlechtscharaktere mit des Ge-
 schlechts. 280—316
- Poppelbaum, H.: Studien an gynandromorphen Schnettlings-
 bastarden aus der Kreuzung von *Lychnis viscaria* L. mit
Lychnis alba Misch. Mit einer Übersicht über Ursachen und Inter-
 pretation der Gynandromorphie bei Arthropoden überhaupt. . . 317—354

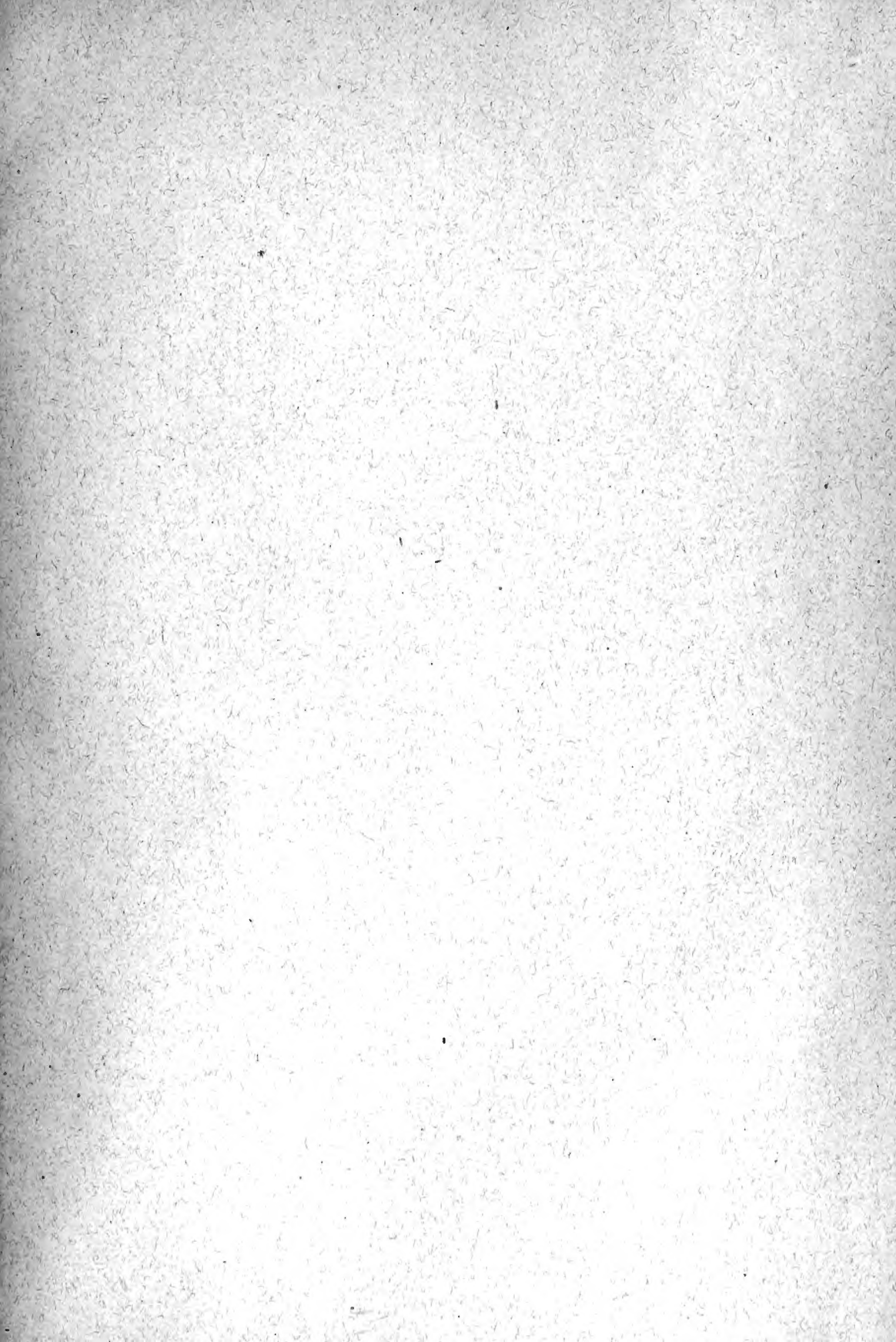
Kleinere Mitteilungen

- van der Wolk, H. C.: New records and some statistics of *Culex* sp.
 (Phlebotominae). 355—359

Referate

- Gordon, W. L.: "On *Helictes* and other new genera of Cycadophiles
 from the Californian sandstone series." (Stokes) 364
- Hartshorn, Thomas H.: "The fossil flora of the Cleveland District of
 Yorkshire: The flora of the Masked Grouse." (Stokes) 363
- Kaplanus, Birger: Über einen seit langem entstandenen Weizenbastard,
 (Kreuzung) 362
- Pearson, Karl, Nettleship, E. und Usher, C. H.: A Monograph
 on Albinism in Man. (Doncaster) 360
- Seward, A. C.: "A Contribution to our Knowledge of Wealden floras,
 with especial reference to a collection of Plants from Sussex."
 (Stokes) 360
- Simpson, O. C. und Castle, W. L.: A colony of Spotted Negroes
 (Doncaster) 360

Titel und Inhalt von Bd. 11





New York Botanical Garden Library



3 5185 00289 2105

